

BIBLIOTECA UCM



5306075349

T 598.1
DIA
his

UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA ANIMAL I (ZOOLOGÍA)

HISTORIA NATURAL DE *Psammodromus algirus*

ECOLOGÍA DE UN ORGANISMO MODELO
DE AMBIENTES MEDITERRÁNEOS



JOSE AUGUSTO DIAZ GONZALEZ-SERRANO

MARZO 1991

R. 21. 788

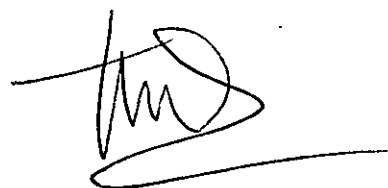
Memoria que presenta JOSE A. DIAZ GONZALEZ-SERRANO para optar al Título de Doctor en Ciencias Biológicas. Dirigida por LUIS MARIA CARRASCAL DE LA PUENTE, Doctor en Ciencias Biológicas por la Universidad Complutense de Madrid y Colaborador Científico del CSIC en el Museo Nacional de Ciencias Naturales, y TOMAS SANTOS MARTINEZ, Doctor en Ciencias Biológicas por la Universidad Complutense de Madrid y Profesor Titular en la Facultad de Biología de la Universidad Complutense.

Firmado:

VO BO:



El Autor.



Los Directores.

MADRID, MARZO 1991



A mis padres

A Manoli

Al *Psammodromus algirus* que llevaba la marca "BB-"

INDICE

Prólogo.....	I
Agradecimientos	IV

Capítulo 1.- REVISION CRITICA DE LOS CONOCIMIENTOS DISPONIBLES SOBRE LA HISTORIA NATURAL DE *P. ALGIRUS*.....

Relaciones filogenéticas	2
Aspectos biogeográficos.....	3
Aspectos morfológicos	7
Alimentación	10
Termorregulación y actividad.....	12
Predación	15
Reproducción.....	15
Conclusiones.....	16

Capítulo 2.- DISTRIBUCION REGIONAL: FACTORES DETERMINANTES.....

Introducción.....	19
Material y Métodos.....	21
Resultados	26
Discusión	31
Conclusiones.....	36

Capítulo 3.- TERMORREGULACION: PAUTAS COMPORTAMENTALES DE EXPOSICION AL SOL

Introducción.....	42
Area de estudio	43
Material y Métodos.....	49
Resultados	53
Discusión	61
Conclusiones.....	65

Capítulo 4.- TERMORREGULACION Y USO DEL HABITAT: SELECCION DE ORIENTACIONES EN TORNO A LAS MANCHAS DE VEGETACION 67

Introducción..... 67

Material y Métodos..... 68

Resultados 71

Discusión 79

Conclusiones..... 82

Capítulo 5.- ASPECTOS RELACIONADOS CON LA REPRODUCCION: PATRONES DE ESPACIAMIENTO Y ACTIVIDAD. RELACIONES CON LA SUPERVIVENCIA. 84

Introducción..... 84

Material y Métodos..... 87

Resultados 92

Discusión102

Conclusiones..... 108

Capítulo 6.- ALIMENTACION: COMPORTAMIENTO DE CAPTURA Y SELECCION DE TAMAÑOS DE PRESA.111

Introducción..... 111

Material y Métodos..... 113

Resultados118

Discusión131

Conclusiones..... 136

CONCLUSIONES.....137

BIBLIOGRAFIA139

PROLOGO

Las líneas que siguen pretenden ser poco más que la justificación del título de esta Memoria, introduciendo en todo caso algunas cuestiones metodológicas y de principios.

El nombre "Historia Natural" vuelve a estar en boga desde hace algunos años; por poner sólo un ejemplo, Pianka (1986) escoge el título "Ecología e Historia Natural de los lagartos del desierto" para la obra en que resume veinte años de investigación sobre las saurofaunas desérticas de tres continentes. Se ha utilizado deliberadamente este nombre como tributo a una posición frente a los seres vivos cuyas raíces más profundas son en buena parte estéticas; incluso el objeto último del quehacer científico -una aproximación a la verdad de las cosas- está indisolublemente vinculado a una actitud humana tan enteramente razonable como profundamente estética. El aspecto "naturalista" de la observación de los animales se sitúa en el origen de la mucha información básica acumulada acerca de las especies ibéricas (Capítulo 1) y sigue siendo necesario como punto de partida.

Por otra parte, el realismo exige que, para observar un objeto de manera que permita conocerlo, el método sea impuesto por el objeto. San Agustín decía: "yo investigo para saber algo, no para pensarlo". En nuestro caso, la aplicación del método científico al objeto de estudio -la "historia natural" de una lagartija de mediano tamaño- exige recurrir a las técnicas metodológicas y marco conceptual de la ecología, que no en vano ha recibido, entre otras muchas definiciones, la de "historia natural científica" (e.g. Pianka 1982). Ninguna otra disciplina biológica pretende explicar tal variedad de fenómenos en tantos niveles distintos; tal vez por

eso, la ecología sea tan rica en hipótesis no siempre consistentes unas con otras. El único concepto de aplicación prácticamente general (como en otras ramas de la biología) es el de selección natural. En consecuencia, se ha procurado trascender la mera descripción de los hechos para tratar de explorar su trasfondo evolutivo y evitar caer en planteamientos excesivamente estáticos (McIntosh 1987).

De acuerdo con la indicación de Grant (1983), se ha adoptado en la medida de lo posible un enfoque basado en estudios comportamentales sobre individuos de identidad conocida (Capítulos 3, 4 y 5). En este sentido, se ha pretendido hacer ecología del comportamiento (Krebs y Davies 1978), que podría definirse como el estudio de las poblaciones a través del análisis del comportamiento de individuos de identidad conocida (Grant 1983). Los excelentes trabajos de Boag y Grant (1978 y 1981) con los pinzones de las Islas Galápagos, en los que comprueban que la supervivencia tras un año de sequía favorece a determinados rasgos fenotípicos con altos valores de heredabilidad, demuestran el interés de este tipo de enfoques.

Se han invocado en todo momento explicaciones adaptativas en sentido estricto. En expresión de Lewontin (1979), "la idea de adaptación relativa elimina la aparente tautología que se descubre en la teoría de la selección natural. Sin ella, la teoría de la selección natural manifiesta que los individuos más adaptados tienen una mayor descendencia; define luego al más adaptado como aquel individuo que deja más descendientes. Un análisis en el que se proponen los problemas de diseño y se entienden los caracteres como soluciones de diseño, elimina esta tautología al predecir por adelantado qué individuos serán los más adaptados". Es decir, la interpretación de los resultados se ha realizado en el contexto de las

interacciones fenotipo-entorno (factores bióticos y abióticos) previa definición, cuando menos implícita, de los problemas funcionales que los animales *deben* resolver.

La elección de la Lagartija Colilarga, *Psammodromus algirus* (L.) 1758, como objeto de estudio en esta Memoria de Tesis Doctoral, responde, además de a un obvio interés por la Herpetología, al hecho de que el mediterráneo es el único de los principales tipos de climas no áridos que presenta sequía de verano. Bajo estas condiciones, limitadas por la precipitación en los meses del año térmicamente más favorables, los ectotermos están capacitados para explotar con éxito ambientes pobres o para alcanzar densidades muy superiores a las de los endotermos en circunstancias normales (Pough 1980). Esto hace que los miembros de la familia Lacertidae constituyan un componente numéricamente importante de las faunas de vertebrados terrestres en las penínsulas meridionales del continente europeo (Avery 1978, Spellerberg 1982). En el caso concreto de *P. algirus*, su distribución fuertemente ligada a condiciones mediterráneas en sentido amplio (Capítulo 1), y la abundancia y ubicuidad de sus efectivos poblacionales en bosques y orlas arbustivas forestales (Capítulo 2), justifican adecuadamente su elección como organismo modelo de ambientes mediterráneos.

AGRADECIMIENTOS

A los directores de esta Memoria, Luis María Carrascal y Tomás Santos, les agradezco haberme dado la ocasión de verificar que, también en el campo de la investigación científica, lo más importante es una posición humana, una amistad que haga posible, sin recelos ni autoritarismos, el intercambio de ideas y la crítica constructiva. A la pasión contagiosa de Luismi por el estudio ecológico de los animales debo lo más importante de mi formación de postgrado, o sea el gusto por el trabajo concreto que he venido desarrollando en estos años.

Mario Díaz y José Luis Tellería aportaron numerosas sugerencias en largas horas de tiempo compartido no siempre dedicadas de modo directo al tema de la Tesis. Los editores y revisores de *Journal of Biogeography*, *Behaviour* y *Herpetologica* mejoraron sustancialmente el análisis, exposición y discusión de los resultados que aparecen en los capítulos 2, 3 y 4.

Paco Cantos, María Jesús Delgado, Manolo Alcántara, Beni Asensio y mi fiel y exótico amigo Miguel me acompañaron al campo más o menos veces; de todos he aprendido cosas y a todos quiero hacer constar mi agradecimiento. P. Cantos, B. Asensio, P. Barrachina, M. Alcántara, I. Vega y T. Santos contribuyeron a hacer posible el montaje de la parcela de muestreo con una inversión de tiempo y esfuerzo que sin su ayuda hubiera resultado impensablemente larga.

Nino, de El Ventorrillo, y la guardería de la Estación Educativa Experimental de la finca de Viñuelas, en particular Elena, suministraron toda suerte de facilidades. Nino, además, se encargó de alimentar a las lagartijas en cautividad durante el período de aclimatación.

El Museo Nacional de Ciencias Naturales (C.S.I.C.) y la dirección de la finca de Viñuelas (Ayuntamiento de Madrid) autorizaron el acceso a sus propiedades en Navacerrada y El Monte de Viñuelas.

La financiación del desarrollo de la Tesis corrió a cargo de sendas becas impartidas por el rectorado de la Universidad Complutense de Madrid y por la Subdirección de Formación de Personal Investigador del Ministerio de Educación y Ciencia. También se recibió financiación de la Dirección General de Ciencia y Tecnología a través del Proyecto subvencionado PB86-0006-C02, "Distribución y Biología de los Vertebrados Forestales Ibéricos".

Finalmente, agradezco al movimiento de Comunión y Liberación y a las personas concretas que han hecho posible mi encuentro con él, el haberme ofrecido una experiencia humana desde la cual la vida entera cobra sentido y se convierte en una tarea apasionante.

Capítulo 1

REVISION CRITICA DE LOS
CONOCIMIENTOS DISPONIBLES SOBRE
LA HISTORIA NATURAL DE *P. algirus*

REVISION CRITICA DE LOS CONOCIMIENTOS DISPONIBLES SOBRE LA HISTORIA NATURAL DE *Psammodromus algirus*

Conocer la historia natural básica de un organismo cualquiera es el primer paso a dar para poder profundizar en los mecanismos responsables de su biología. Resulta obvio que no pueden enunciarse hipótesis realistas dentro de un marco teórico coherente si previamente no se conocen los hechos básicos de la distribución, conducta, régimen alimenticio, etc. En este sentido, la ecología de los vertebrados terrestres ibéricos es deudora de la mucha información naturalística acumulada acerca de la mayoría de nuestras especies. Sumergirse en la documentación dispersa disponible es, por tanto, indispensable para profundizar en la biología de *Psammodromus algirus*, organismo que consideramos "ectotermo modelo" de los ambientes forestales mediterráneos extendidos (al menos potencialmente) por gran parte de la superficie peninsular. Sólo así puede justificarse la pretensión de que los resultados obtenidos trasciendan de lo meramente puntual (taxón concreto) o local (área restringida). En este contexto, se revisan en este Capítulo los trabajos publicados en que se aporta alguna información sobre la historia natural de *P. algirus*.

Aunque dicha revisión no pretende ser exhaustiva, se ha perseguido mostrar aquellas aportaciones, eminentemente descriptivas, que descubren la biología de una especie muy abundante y extendida pero también relativamente poco estudiada. En la medida en que se subrayan los temas más abordados en la bibliografía, se pone de manifiesto la existencia de lagunas en aspectos descriptivos puntuales pero, sobre todo, en lo que hace referencia a la ecología evolutiva de la especie. Además, se discuten

los enfoques adoptados con el fin de valorar sus limitaciones y de situar las conclusiones obtenidas en un contexto teórico adecuado.

De este modo, con la presente introducción se pretende analizar el status de los conocimientos disponibles acerca de esta especie, lo que ha servido para orientar el esfuerzo invertido y para posibilitar una aportación original e inédita, alejada de las repeticiones mecánicas de esquemas teóricos o de muestreo.

RELACIONES FILOGENETICAS

El género *Psammodromus* (Fitzinger 1826) incluye cuatro especies de distribución claramente circunmediterránea. Aunque algunos autores (e.g. Böhme 1971) han puesto en duda el que se trate de un grupo natural, desde la clásica revisión de Arnold (1973) sobre relaciones filogenéticas entre *Lacerta*, *Algyroides* y *Psammodromus*, no se discute la validez de estos géneros como taxones. Los rasgos utilizados para el diagnóstico de *Psammodromus* pueden encontrarse en la Tabla I de Arnold (1973). Este autor concluye un mayor parentesco con *Gallotia* que con los otros géneros de Lacertidae; por lo que concierne a las relaciones dentro del género, las tres especies de menor tamaño (*P. hispanicus*, *P. microdactylus* y *P. blanchi*) parecen más emparentadas entre sí que con *P. algirus*. Esta última especie difiere de las otras tres, además de por su mayor tamaño, por caracteres estructurales de los hemipenes, por las escamas ventrales fuertemente imbricadas, y por presentar una cola relativamente mucho más larga y una cabeza de constitución mucho más robusta. Sin embargo, el grado de parentesco con los restantes *Psammodromus* parece mayor que el que pudiera existir con cualquier otro grupo de lacértidos.

Busack y Maxon (1987) examinan las relaciones moleculares entre diversas especies de lacértidos mediante técnicas inmunológicas de fijación del microcomplemento, y sitúan en el Oligoceno (24-36 m.a.) la divergencia entre los ancestros de *P. algirus* y el linaje que conduce a las formas actuales *Lacerta lepida* y *L. monticola*. Odierna et al. (1987) estudian el cariotipo de varios lacértidos, entre ellos *P. algirus* ($2n = 38$: 18 pares de macrocromosomas más un par de microcromosomas) y, atendiendo a la localización del organizador nucleolar, encuentran una situación que coincide con la que aparece en las especies de *Podarcis* examinadas (*P. muralis*, *P. sicula* y *P. tiliguerta*). Sin embargo, estos mismos autores no excluyen la posibilidad de que tal resultado sea producto de un fenómeno de convergencia evolutiva.

Por lo que concierne al grado de diferenciación intraespecífica, la relativa homogeneidad de las poblaciones ibéricas y norteafricanas (Busack 1986, Barbadillo 1987) sugiere una separación tardía de las mismas o, alternativamente, intercambios genéticos en tiempos recientes, posteriores incluso a la abertura definitiva del Estrecho de Gibraltar.

ASPECTOS BIOGEOGRAFICOS

PATRONES DE DISTRIBUCION.- La mayor parte de los trabajos en que se hace referencia a la distribución de *P. algirus* son de carácter herpetofaunístico y se limitan a describir las características generales (clima, vegetación, etc.) de los biotopos más frecuentados por las distintas especies.

De especial interés son las publicaciones que comentan las citas de la especie en el límite septentrional de su área de distribución. Así, tanto en Galicia (Bas et al. 1979, Bas 1984) como en Cataluña (Vives-Balmaña

1982), se incluye a *P. algirus* en un grupo de especies propias de ambientes marcadamente mediterráneos (*P. algirus*, *Elaphe scalaris* y *Bufo calamita* en Cataluña; *P. algirus*, *E. scalaris*, *Malpolon monspessulanus* y *Pelobates cultripes* en Galicia). Castroviejo y Salvador (1970) y Martínez-Rica (1979) subrayan su asociación al matorral de jaras (indicador de condiciones locales secas y cálidas) en el NO de la Península y en el Alto Aragón respectivamente, y Vives-Balmaña (1984) apunta su penetración en los valles pirenaicos por las vertientes soleadas más áridas. Sin embargo, en los dos tercios meridionales de la Península la asociación con condiciones mediterráneas estrictas es mucho más laxa; algunas de las poblaciones más densas se dan en los melojares aclarados del piso supramediterráneo (obs. pers.) y el carácter termófilo es claramente menor que en otros lacértidos (e.g. *Acanthodactylus erythrurus*).

Bauwens et al. (1986) tratan de suministrar apoyo empírico a la afirmación de Böhme (1981) de que la especie está extendiendo su área de distribución en la región pirenaica. Para ello, comparan las citas colectadas durante una estancia de 2 días en el valle del río Noguera Pallaresa con las que aparecen en un catálogo herpetológico anterior (Maluquer 1956), y concluyen que los datos sugieren una colonización reciente de la zona con una tasa sorprendentemente alta (de unos 30 km en los últimos 30 años). Como posibles explicaciones, apuntan un profundo cambio climático en los últimos años y/o el origen de poblaciones mejor adaptadas a las condiciones de montaña, proponiendo la conveniencia de un estudio centrado en la variación geográfica de los requerimientos térmicos de huevos, jóvenes y adultos.

En la región mediterránea de la Península, *P. algirus* se cita como el reptil más abundante en Sierra Tejeda (Antúnez 1983), Doñana (Valverde

1967, Mellado 1980), las zonas de monte bajo del Sur de Aragón (Falcón Martín 1982) y los encinares no adehesados del SO de Salamanca (Pérez-Mellado 1983). En la revisión de Barbadillo (1987) se afirma que en la mayoría de las áreas donde está presente resulta sumamente abundante, con poblaciones densas y estables. Diversos autores subrayan su amplia distribución altitudinal en los sistemas montañosos meridionales (e.g. Antúnez (1983) en Sierra Tejeda, Pérez-Mellado (1982 y 1983) en el O del Sistema Central, Pleguezuelos (1986) en el gradiente Valle del Guadalquivir-Sierra Nevada), localizándose la cita de máxima altitud a 2500 m en el Alto Atlas marroquí (Saint-Girons 1953). En la región eurosiberiana, sin embargo, las restricciones comentadas en el párrafo anterior parecen limitar la distribución altitudinal de *P. algirus* (e.g. Martínez-Rica (1979) en Pirineos, y Delibes y Salvador (1986) en la Cordillera Cantábrica).

Unos pocos autores discuten la distribución de la especie desde una perspectiva conservacionista, subrayando los efectos de las alteraciones del medio en tiempos recientes. Así, el aclaramiento masivo del bosque mixto de robles en las regiones más secas de Galicia ha favorecido la expansión de la especie (Bas 1984), mientras que en zonas cerealistas de la meseta norte la deforestación ha forzado su acantonamiento en los bosques galería asociados a los ríos (Santos y Tellería 1988). En el área urbana de Madrid se han encontrado poblaciones relictas en pequeñas áreas descuidadas (solares) donde se desarrolla una abundante vegetación espontánea (García-París y Martín Albadalejo 1987).

SELECCION DE HABITAT.- Todos los trabajos citados en el epígrafe anterior coinciden en subrayar el carácter acentuadamente forestal (bosque mediterráneo aclarado, orlas arbustivas forestales, zonas de

matorral o monte bajo) de las preferencias de hábitat de *P. algerus*. Arnold (1987), tras haber discutido en un trabajo anterior (Arnold 1973) el valor adaptativo de determinados rasgos morfológicos de la especie en zonas de vegetación densa (ver más abajo), insiste en la asociación de los dos *Psammodromus* ibéricos con áreas de abundante cobertura arbustiva a la altura del suelo. Es más, subraya que las especies de *Podarcis* y *Lacerta* que, en las otras penínsulas meridionales del continente, ocupan zonas de monte bajo y maquis, no alcanzan densidades tan altas como *P. algerus*. De hecho, ciertos hábitats en Grecia que parecen muy similares a los ocupados por *Psammodromus* en España se encuentran frecuentemente desprovistos de lacértidos.

Sin embargo, la mayoría de los autores que han analizado con cierto detalle las preferencias de hábitat en *P. algerus* (e.g. Mellado *et al.* 1975, Pérez-Mellado 1982, Seva 1984) han adoptado un punto de vista comunitario rígido, normalmente sin justificación teórica o apoyo empírico, en la línea de la ya clásica revisión de Schoener (1977). Así, adjudican a la competencia interespecífica un papel decisivo en la segregación de las especies y la estructuración de las comunidades, pero sin plantearse hasta qué punto se dan los supuestos básicos (saturación del medio, limitación de recursos, índices de desplazamiento, etc.) para que pueda hablarse de un auténtico contexto competitivo (ver por ejemplo Connell 1983, Toft 1985, Tilman 1987, Scheibe 1987, Carrascal *et al.* 1989, Wiens 1989a). Descripciones detalladas de las preferencias de hábitat de *P. algerus* pueden encontrarse en Mellado (1980), quien comprueba en Doñana una fuerte asociación con las formaciones de matorral denso, y en Seva (1982), que atribuye a las galerías de arbustos de *Crucianella maritima* un papel básico para la distribución de la especie en un medio relativamente atípico

(arenal costero alicantino). Este último autor suministra información sobre las áreas de campeo (método del polígono convexo) de 3 jóvenes ($\bar{x} = 212 \text{ m}^2$) y 4 adultos de ambos sexos ($\bar{x} = 619 \text{ m}^2$).

El estudio no ya de las preferencias, sino de la selección de hábitat (uso vs. disponibilidad), que requiere un análisis previo de los microhábitats disponibles en un entorno homogéneo (muestreo al azar de la estructura y/o composición florística de la vegetación), ha sido abordado por Díaz (1988) y por Carrascal *et al.* (1989 y 1990). Estos autores encuentran que, en un encinar continental y en un gradiente sucesional costero, *P. algirus* evita (uso < disponibilidad) las zonas abiertas (a más de 0.5 m del arbusto más próximo o con elevadas coberturas de arena) y selecciona activamente (uso > disponibilidad) los lugares con elevadas coberturas de hojarasca y de hierbas o arbustos en las proximidades del suelo (<30 cm de altura).

Mención aparte merecen los trabajos en que se consideran las diferencias de hábitat entre adultos y juveniles (Mellado 1980, Carrascal *et al.* 1990), habiéndose detectado un desplazamiento de los juveniles hacia áreas marginales, más deforestadas y/o con plantas de menor cobertura que ofrecen menos protección. Esta deriva de hábitat ha sido atribuida a la intolerancia de los adultos (competencia intraespecífica de interferencia que llega a materializarse en el canibalismo; Mellado 1980), aunque esta posibilidad requiere ser corroborada mediante un diseño experimental más detallado.

ASPECTOS MORFOLOGICOS

TASAS DE CRECIMIENTO, ALOMETRIA Y DIMORFISMO SEXUAL.- Seva (1982), utilizando datos de marcaje-recaptura, obtiene tasas de crecimiento

de 0.142, 0.159 y 0.066 mm/día para juveniles, subadultos y adultos respectivamente. La relación entre longitud de la cola y longitud total es lineal y no presenta dimorfismo sexual, aunque para las mayores longitudes las colas de los machos tienden a ser relativamente más largas. La relación peso-longitud ($P = 0.07$ e 0.07 LCC) tampoco presenta dimorfismo, aunque algunas hembras grávidas introducen residuos anormalmente altos.

Carrascal *et al.* (1990) no encuentran diferencias significativas entre jóvenes y adultos en las proporciones relativas de las extremidades y/o sus segmentos ($P > 0.2$ en todos los casos; ver Moermond 1979 para una discusión funcional de las relaciones anatómicas consideradas). Se confirma así que algún otro factor (muy probablemente el contexto social) debe ser responsable de la deriva de hábitat observada.

Mellado y Martínez (1974) analizan el dimorfismo sexual de nueve variables merísticas (entre ellas la longitud total y el peso) y encuentran que todas las medidas son estadísticamente mayores en los machos que en las hembras, aunque con amplios solapamientos ($P < 0.05$). Resultados similares afectan al número de poros femorales y al número de ocelos azules en los flancos. Las hembras suelen tener muy nítidas las bandas laterales claras, mientras que en los machos son difusas, llegando incluso a desaparecer en algunos de los ejemplares de mayor tamaño. Algunos machos exhiben una coloración nupcial, que consiste en la aparición de una mancha naranja o rojo brillante que se extiende desde la línea de los ojos hasta la inserción de los miembros anteriores, ocupando además toda la región gular; el máximo desarrollo de la mancha coloreada coincide con el momento en que la actividad gonadal es máxima. Sin embargo, la característica más útil para una diferenciación rápida y segura de los

adultos de ambos sexos en cualquier época del año es la disposición de los poros femorales, que en los machos son de forma aproximadamente cuadrada y con rebordes muy sobresalientes, mientras que en las hembras son más redondeados, mucho menos conspicuos y de menor tamaño.

ECOMORFOLOGIA.- En el ya citado trabajo de Arnold (1973) sobre relaciones filogenéticas de los Lacertidae se analiza la labilidad de determinados caracteres morfológicos (precisamente para argumentar su poca fiabilidad como indicadores de parentesco, al tratarse de caracteres neutros) en relación con el uso del espacio que desarrollan sus portadores. Merece destacarse el máximo desarrollo que alcanzan en *P. algirus* los rasgos que se interpretan como adaptativos para la supervivencia de los lacértidos sobre el suelo de ambientes de matorral denso. Los lagartos llevan sus vísceras junto al sustrato, con el consiguiente riesgo de que, al desplazarse a gran velocidad por estos biotopos, el tegumento resulte perforado por espinas, tallos y hojas secas u otras estructuras punzantes. Aunque las escamas resultan adecuadas como estructuras de protección (epidermis dura de β -queratina y dermis espesa), se requieren zonas menos rígidas (epidermis más fina compuesta fundamentalmente por α -queratina y dermis más delgada) que posibiliten los movimientos de flexión que tienen lugar durante la locomoción y la elevación de la cabeza. Las modificaciones extremas que se dan en *P. algirus* pueden contemplarse como el resultado de una evolución tendente a minimizar la superficie corporal descubierta, apareciendo un modelo de foliodosis que maximiza la probabilidad de que las estructuras punzantes (potencialmente peligrosas) resulten desviadas. Así, cabe destacar las grandes escamas dorsales fuertemente aquilladas y de recia constitución, las ventrales de bordes oblicuos y fuertemente imbricadas, casi similares a

las de los escíncidos, y la completa desaparición del collar, que queda sustituido por una serie de regiones de piel flexible entre filas de escamas gulares que se solapan ampliamente unas con otras. =

Carrascal *et al.* (1989) comparan la longitud relativa de los miembros posteriores y de la cola en *P. algirus* y *P. hispanicus* (controlando así, en la medida de lo posible, la variación atribuible a diferencias de filogenia), y encuentran que dichas longitudes relativas son mayores ($P < 0.001$) en *P. algirus* que en *P. hispanicus*. Al mismo tiempo, observan una mayor cobertura de vegetación a nivel del suelo en *P. hispanicus* y una mayor asociación con el extremo forestal del gradiente costero analizado en *P. algirus*, correspondiendo ca. el 15% de las observaciones de esta última especie a animales trepados en arbustos. Los miembros posteriores más largos (propulsores durante el salto y la carrera) y la mayor longitud de la cola (función de balancín) facilitarían la maniobrabilidad vertical dentro del follaje y permitirían una locomoción más rápida y segura (mayor velocidad de carrera) por áreas despejadas entre manchas de vegetación contiguas.

ALIMENTACION

La dieta de *P. algirus* ha sido analizada en diversas ocasiones (ver Tabla 1.1), coincidiendo todos los autores en subrayar su notable eurifagia. Sin embargo, escasean los trabajos en que se estudia la selección (uso vs. disponibilidad) de presas. En consecuencia, la información relativa a las bases causales de la estrategia adoptada al configurar la dieta es todavía más escasa. En contadas ocasiones se aporta información sobre la estrategia de captura adoptada (Seva 1982, Carrascal y Díaz 1990), en general inclinada hacia la persecución y el rastreo de

presas epígeas, o sobre la distribución por tamaños de presa (Valverde 1967, Mellado et al. 1975, Pérez-Mellado 1982, Díaz y Carrascal 1990), con predominio de las que alcanzan una longitud comprendida entre los 3 y los 12 mm. Valverde (1967) señala que las presas blandas (larvas, saltamontes y arañas) alcanzan longitudes mayores y Pollo-Mateos y Pérez-Mellado (1988) indican una aparente selección positiva de algunos tipos de presas, como las larvas de ciertos órdenes de Insectos.

TABLA 1.1.- Dieta de *P. algirus* en distintas localidades de la Península Ibérica. Porcentajes en número sobre el total de presas que corresponden a los tipos más frecuentes. N_{PRESAS} Y N_{ESTOMAGOS} indican, respectivamente, el número de presas encontradas y el número de estómagos analizados. Código de tipos de presa: C: Coleoptera; F: Formicidae; Hy: otros Hymenoptera; Hm: Hemiptera; O: Orthoptera; L: Larvas; A: Araneae.

C	F	Hy	Hm	O	L	A	N _{PRESAS}	N _{ESTOMAGOS}	FUENTE
38	13	10	-	8	9	-	504	132	1
12*	10	-	13	13	-	12	705	120	2
31	8	6	19	19	-	6	191	33	3
22	?	7**	19	8	31	8	172	52	4
52	15	2	-	7	4	-	169	41	5
2	17	6	20	17	5	20	167	53	6

*: Únicamente Curculionidae **: Formicidae inclusive

FUENTES (entre paréntesis localidades): 1) Mellado et al. 1975 (estribaciones onubenses de Sierra Morena); 2) Pérez-Mellado 1982 (cadenas montañosas del O del Sistema Central); 3) Seva 1984 (arenal costero alicantino); 4) Escarré y Vericad 1983 (provincia de Alicante); 5) Valverde 1967 (provincia de Almería); 6) Díaz y Carrascal 1990 (encinar mesomediterráneo madrileño).

Díaz (1988) y Díaz y Carrascal (1990) comparan la dieta de *P. algirus* con la disponibilidad de presas potenciales y tratan de interpretar los criterios básicos que rigen la estrategia de selección (e.g. Schoener 1969 y 1971) adoptada por la especie. Así, el tamaño de las presas resulta ser el principal factor implicado en la selección tanto de tipos (taxones) como

de presas individuales dentro de un taxón determinado: la especie se muestra selectiva respecto al tamaño de las presas que captura (selección positiva de las presas mayores de 6 mm y rechazo de las menores de 3 mm), utiliza el volumen medio para la selección de tipos de presa, y tiende a capturar únicamente los individuos más voluminosos dentro de los tipos de menor tamaño (principalmente Formicidae). Estos hechos sugieren una estrategia basada en la maximización de la energía obtenida y/o la minimización de los movimientos invertidos en la captura de presas (que haría disminuir la detectabilidad de *P. algirus* por parte de sus depredadores y, en consecuencia, el riesgo de depredación). La varianza en la elegibilidad por los tipos de presas más representados en la dieta se explica por el tamaño (volumen medio) en un elevado porcentaje (79%), lo que hace suponer que la importancia de otros factores (e.g. limitaciones de nutrientes) sería, en todo caso, secundaria.

TERMORREGULACION Y ACTIVIDAD

La condición ectoterma de los reptiles y la eficacia con que regulan su temperatura a través del comportamiento (multitud de estudios desde el clásico trabajo de Cowles y Bogert 1944) han hecho de ellos los protagonistas indiscutibles en el campo de la investigación ecofisiológica. Sin embargo, los datos disponibles acerca de *P. algirus* (como, en general, de las restantes especies ibéricas) son escasos y, la mayoría de las veces, de carácter meramente descriptivo. Así, suele tratarse de registros de temperaturas (cloacales, del aire y del sustrato) que se analizan desde el punto de vista de su variación temporal o según clases de edad y sexo. Faltan sin embargo estudios que consideren las interacciones entre comportamiento y ambiente térmico (hasta el punto de que escasea la

Información básica sobre niveles de exposición al sol) o que traten de cuantificar los efectos del "recurso" temperatura sobre la distribución y actividad de los animales.

El predominio de la actividad en los meses de verano (Julio-Agosto), y sobre todo primavera (Mayo-Junio), ha sido observado por diversos autores (Escarré y Vericad 1983, Antúnez 1983, Seva 1984), mientras que Pérez-Mellado (1982), Seva (1984), Pollo-Mateos y Pérez-Mellado (1989) y Carrascal y Díaz (1989) describen los ritmos circadianos de actividad encontrando en general curvas unimodales para los meses templados y bimodales para los más cálidos.

Los primeros datos disponibles sobre temperaturas corporales en *P. algirus* se encuentran en Busack (1978), que da una media de 35.4 °C para 27 individuos capturados en el centro de España. Seva (1982) obtiene una media de 32.9 °C para 28 ejemplares allicantinos y especula sobre el comportamiento termorregulador de la especie, los mecanismos empleados y sus efectos sobre la distribución espaciotemporal de los animales. Registros de temperaturas en el campo y rectas de regresión entre temperatura corporal y temperatura del ambiente (aire o sustrato) figuran también en Pollo-Mateos y Pérez-Mellado (1989) y Carrascal y Díaz (1989).

Los dos últimos autores estudian la ecología térmica estival de *P. algirus* tratando de esclarecer sus efectos sobre la distribución espaciotemporal de sus efectivos poblacionales (utilización de parches sol-sombra y actividad circadiana) en un encinar del centro de España. De sus resultados se desprende que la relación entre actividad y temperatura ambiente es curvilínea, con el máximo (óptimo "global" de actividad) en torno a los 24.5 °C. Esta relación explica la curva bimodal observada, pudiendo atribuirse el pico matinal al aumento de superficie expuesta al

sol con temperaturas infraóptimas (la actividad crece) y al continuo aumento de la temperatura una vez superado el óptimo (la actividad decrece); por la tarde se produce una ligera recuperación cuando las temperaturas vuelven a descender aproximándose de nuevo al óptimo. La selección por las áreas expuestas al sol (estimada mediante el cociente entre % de animales al sol y % de superficie al sol) decrece exponencialmente con la temperatura, siendo nula (el cociente no difiere significativamente de 1, indicando una distribución al azar) cuando dicha temperatura coincide con el óptimo, en cuyo momento la actividad alcanza un máximo absoluto. Por tanto, la distribución espaciotemporal de *P. algirus* se explica por el ambiente térmico considerando las temperaturas presumiblemente óptimas para la fisiología de la especie (Huey 1982, Grant y Dunham 1988).

Al-Sadoon y Spellerberg (1985) estudian bajo condiciones de laboratorio las tasas metabólicas de *P. algirus* a distintas temperaturas y construyen una curva semilogarítmica M-T (consumo de oxígeno vs. temperatura) cuya forma varía a lo largo del rango de temperaturas considerado (5-35 °C). Se observa un ligero decremento de la pendiente M-T justo por debajo del rango preferido (30-35 °C), precedido de una zona de pendiente más pronunciada (máxima dependencia térmica de la tasa metabólica) entre los 20 y los 25 °C. Estas variaciones se interpretan como mecanismos que contribuyen, respectivamente, a favorecer la homeostasis metabólica y a utilizar las variaciones del ambiente térmico propias de climas templados (posibilitando niveles de metabolismo adecuados para la actividad unos 10 °C por debajo del rango preferido).

PREDACION

En el clásico trabajo de Valverde (1967), se citan como predadores comprobados *Upupa epops*, *Lanius excubitor*, *Buteo buteo*, *Falco subbuteo*, *Burhinus oedinemus*, *Tyto alba*, *Vipera latastei*, *Coronella girondica* y, sobre todo, *Malpolon monspessulanus* (presencia, a veces de más de un ejemplar, en el 25% de los estómagos analizados); entre los predadores más importantes no citados por Valverde destacan *Hieraetus pennatus* (G.M. Jones, com. pers.) y *Falco tinnunculus* (J.M. Aparicio, com. pers.). Por lo que concierne a interacciones agresivas con otros lacértidos (cuya forma extrema sería la depredación, probable en el caso de *Lacerta lepida*), se ha descrito la presencia de un juvenil de *P. algirus* en el estómago de un adulto de *Acanthodactylus erythrurus* (Valverde 1967), pero también encuentros agonísticos con *A. erythrurus* en que esta última especie se ha visto desplazada (Busack y Jaksic 1982). En una reciente revisión (Martín y López 1990 y referencias que allí aparecen) se incluyen como predadores de *P. algirus*, además de los ya citados, *Bubulcus ibis*, *Ciconia ciconia*, *Milvus milvus*, *Accipiter gentilis*, *Circaetus gallicus*, *Circus pygargus*, *Falco naumanni*, *Bubo bubo*, *Otus scops*, *Athene noctua* y *Lanius senator*. Resulta por tanto obvio que los enemigos naturales de esta especie son numerosos y variados, pudiendo inferirse que el riesgo de depredación debe desempeñar un papel importante en su ecología.

REPRODUCCION

Barbadillo (1987), tras haber revisado la bibliografía anterior, da un tamaño de puesta de 3 a 11 huevos que miden de 9.8 a 14.4 mm de longitud por 6.8 a 8.55 mm de anchura. En España central, las primeras cópulas tienen lugar durante la primera quincena de Abril. La gestación

dura de 2 a 3 semanas, prolongándose las puestas al menos hasta Julio. En Madrid, para puestas depositadas a principios de Julio, el período de incubación a temperatura ambiente oscila entre 91 y 101 días. Durante la cópula, el macho persigue y muerde insistentemente a la hembra en los miembros, costados y nuca, requiriéndose con frecuencia intentos repetidos hasta que se consuma el acoplamiento.

CONCLUSIONES

La revisión efectuada permite concluir que la información disponible sobre la historia natural de *P. algirus*, aunque dispersa (el número de publicaciones monoespecíficas es sorprendentemente bajo en relación a las que estudian herpetocenosis), no puede calificarse de escasa. De hecho, existe la suficiente documentación como para poder hacer contribuciones relevantes desde una perspectiva teórica y no meramente descriptiva. Es más; algunos de los aspectos más sólidamente establecidos (e.g. elevadas densidades de población y estrecha asociación con series sucesionales de vegetación forestal mediterránea) hacen pensar que se trata de una especie idónea para profundizar, desde una perspectiva autoecológica, en las bases causales de sus patrones de comportamiento y distribución. Y esto por un doble motivo. De un lado, porque la abundancia y ubicuidad de sus efectivos poblacionales, así como la relativa facilidad con que pueden capturarse los individuos, simplifican, desde un punto de vista metodológico, el abordaje de su estudio. De otro, porque la estabilidad de sus bien definidas preferencias de hábitat hace prever que la discusión de los resultados obtenidos sea generalizable a una amplia gama de situaciones ambientales distintas. Además, el ya subrayado carácter descriptivo de la mayor parte de los trabajos revisados deja espacio a

una labor, todavía por desarrollar, de elucidación de los procesos y mecanismos subyacentes. De manera que los próximos capítulos vienen a cubrir este vacío, apoyándose para ello en las sugerencias de las más completas revisiones herpetológicas aparecidas hasta la fecha (e.g. Gans y Tinkle 1977, Gans y Pough 1982, Huey *et al.* 1983).

A continuación se apuntan las líneas a desarrollar en los próximos capítulos, recalándose algunas de las cuestiones, todavía no resueltas, que nos sugiere la revisión de los trabajos publicados:

DISTRIBUCION Y PREFERENCIAS DE HABITAT.- Conocida la nitidez de los patrones de selección de hábitat de *P. algirus*, ¿hasta qué punto son predecibles las variaciones espaciales de su abundancia?. ¿Qué tipo de factores (estructura de la vegetación, composición florística, clima, disponibilidad de presas potenciales) son más importantes determinando su distribución?. ¿Qué hipótesis explican los efectos de dichos factores sobre la abundancia de la especie?. ¿Qué relación existe entre la selección intrapoblacional de microhábitats y las variaciones interpoblacionales de la abundancia a nivel regional (Integración de escalas espaciales)?.

TERMORREGULACION Y ACTIVIDAD.- La termorregulación es esencialmente un proceso comportamental. ¿De qué forma y con qué implicaciones - e.g. vía frecuencia o duración de cada pauta de soleamiento individual - se alcanza o mantiene una determinada condición térmica?. ¿Cómo se relaciona el comportamieto termorregulador *sensu lato* con otros aspectos de la biología de *P. algirus*?. ¿Cómo varía la selección de parches espaciales en función del estado térmico del ambiente?. Por ejemplo: dado que las variaciones en la posición del sol a lo largo del día hacen cambiar los

sectores angulares de los arbustos cuya base aparece iluminada, ¿cómo condiciona esto el uso del espacio que desarrollan los animales (microdistribución dentro de sus áreas de campeo)?.

INTERACCIONES SOCIALES. MICRODISTRIBUCION. ASPECTOS REPRODUCTIVOS Y DE SUPERVIVENCIA INDIVIDUAL.-

La coloración rojizo-anaranjada de la cabeza, que caracteriza a algunos machos durante la estación reproductiva, ¿puede interpretarse como resultado de un proceso de selección sexual?. Es decir, ¿existen diferencias entre los machos en lo que concierne a la probabilidad de apareamiento y/o supervivencia atendiendo al desarrollo de la coloración sexual?. ¿Cómo disponen sus áreas de campeo los individuos de uno y otro sexo?. ¿Hasta qué punto se muestran estables en el tiempoa los aspectos de la ecología de *P. algirus* (e.g. áreas de campeo, actividad) relacionados con la reproducción?.

ALIMENTACION.- Existe una amplia información dispersa sobre la dieta de *P. algirus*, pero apenas se sabe casi nada sobre conductas de captura de presas o sobre estrategias de optimización. ¿Cómo interaccionan la disponibilidad y el consumo a lo largo del ciclo estacional?. Es decir, ¿qué relaciones existen entre cambios en la abundancia de los distintos tipos de presas, rentabilidad diferencial de las mismas (i.e. energía aportada / tiempo de manejo) y conducta de captura (distancia de ataque, movilidad de las presas, etc.)?.

Capítulo 2

DISTRIBUCION REGIONAL: FACTORES DETERMINANTES

DISTRIBUCION REGIONAL: FACTORES DETERMINANTES

INTRODUCCION

Diversos trabajos, en los que se estudia la distribución de anfibios y reptiles a escala geográfica amplia (suprarregional), han utilizado datos de presencia-ausencia para producir mapas de distribución que han sido interpretados a la luz de procesos históricos y/o diferencias climatológicas (e.g. Schall y Planka 1977, Bock *et al.* 1981, Spellerberg 1982, Watson y Littlejohn 1985). Sin embargo, y en parte debido a las limitaciones del método empleado, estos análisis, de carácter extensivo, no revelan los mecanismos ecológicos responsables últimos de los patrones de distribución (Myers y Giller 1988, Wiens 1989a).

Otros investigadores han centrado su atención en las preferencias de hábitat de determinadas especies o comunidades particulares, considerando en algunos casos la posible asociación entre características del hábitat y eficacia diferencial de individuos, sectores poblacionales o poblaciones enteras. Así, se han descrito los efectos del hábitat sobre los balances de energía, tasas de crecimiento y supervivencia de distintas especies de reptiles, fundamentalmente serpientes e Iguánidos (Fox 1983, Reinert 1984, Karasov y Anderson 1984, Huey *et al.* 1989). Sin embargo, estos estudios intensivos exigen el continuo seguimiento de los animales en un número reducido de áreas homogéneas; esto impide que se manifiesten las tendencias de covariación entre gradientes ambientales y abundancia de los reptiles.

Por otra parte, escasean los estudios herpetológicos en los que se cubre la escala regional utilizada en este Capítulo (ver no obstante Thorpe y Brown 1989 y Stockwell y Hunter 1989). Esta escala debería

proporcionar, al menos potencialmente, toda una serie de ventajas. Así, debería facilitar la identificación de las claves ambientales que condicionan las variaciones de la abundancia entre hábitats. De este modo se pondría de manifiesto que la distribución de los reptiles es un fenómeno continuo, no simplemente discreto (presencia-ausencia), subrayándose la importancia relativa de los distintos tipos de factores (e.g. estructura de la vegetación, abundancia del alimento, etc.) que pueden determinar los efectivos poblacionales de las especies. Es más, en la medida en que la abundancia es un índice del grado de adecuación del hábitat (como cabe esperar tratándose de ectotermos activos sólo estacionalmente, con capacidades de dispersión relativamente bajas, y distribuidos a lo largo de un gradiente de hábitats bien definidos; ver Van Horne 1983), esta aproximación podría establecer conexiones entre el enfoque zoogeográfico y la ecología de poblaciones, de modo que pudieran enunciarse hipótesis contrastables asociando el grado de adecuación del hábitat con la biología e historia natural de la(s) especie(s) objeto de estudio.

En este marco conceptual, hemos tratado de analizar las variaciones locales de la abundancia relativa de *P. algirus*, considerando los efectos de la estructura y composición florística de la vegetación, la abundancia de presas potenciales, el clima y las posibles relaciones de competencia con otras especies de lacértidos. Los resultados obtenidos se interpretan a la luz de hipótesis explicativas que muy probablemente puedan ser aplicadas a una escala geográfica más amplia (ver Introducción). Aunque siempre resulta arriesgado interpretar los patrones globales de distribución en términos de los factores que determinan la abundancia a nivel local, la falta de variación intraespecífica y la distribución restringida al Mediterráneo occidental (Böhme 1981) apoyan la hipótesis de

que, en el caso de *P. algirus*, los factores ambientales limitantes deben resultar similares en las distintas zonas de su área de distribución.

MATERIAL Y METODOS

La abundancia relativa de *P. algirus* se estimó en Julio de 1989 en diecinueve parcelas localizadas en un área de 7000 Km² (70 Km en dirección E-O x 100 Km en dirección N-S) del centro de la Península Ibérica (Fig. 2.1). El área de estudio comprende el gradiente altitudinal (500-2000 m s.n.m.) situado entre la Sierra de Guadarrama y la Depresión del Tajo. Dentro de dicho gradiente se seleccionaron parcelas de muestreo homogéneas pero lo bastante contrastadas (pastizales, zonas de matorral y diferentes tipos de zonas forestales) como para ilustrar adecuadamente la variabilidad paisajística a lo largo del gradiente regional de distribución de la especie.

En cada parcela se realizaron transectos lineales de 1 km de longitud contando todas las lagartijas detectadas dentro de una banda de censo de 10 m de anchura (5 a cada lado de la línea de progresión); los transectos se repitieron entre dos y cinco veces en un mismo día y se utilizó el número máximo de individuos observados como índice de la abundancia relativa de la especie. Este índice no constituye una medida de la densidad real de *P. algirus*, pero hace posible la comparación de abundancias entre hábitats a una escala geográfica regional amplia, facilitando la detección de los patrones biogeográficos subyacentes (Caughley 1977, Tellería 1986); otros autores (Thorpe y Brown 1989, Chase *et al.* 1989) han empleado aproximaciones similares con otras especies de reptiles. Todos los censos se llevaron a cabo utilizando exclusivamente días soleados entre las 0700 y las 0900 h y con temperaturas del aire

comprendidas entre los 18 y los 26 °C, i.e. durante el período del día y bajo las condiciones térmicas en que la actividad estival de *P. algirus* alcanza valores medios máximos (Carrascal y Díaz 1988). - También se anotaron las observaciones de otras especies de lacértidos (*Psammodromus hispanicus*, *Podarcis hispanica*, *Podarcis muralis*, *Acanthodactylus erythrurus*, *Lacerta lepida* y *Lacerta schreiberi*) contactadas dentro de la banda de muestreo.

La estructura y composición florística del medio en cada una de las parcelas de muestreo se cuantificaron por medio de un palo provisto de marcas a distintas alturas que se colocaba verticalmente en el suelo a intervalos de 10 m a lo largo de los transectos. El palo se utilizaba para detectar la presencia o ausencia de vegetación a 0, 10, 20, 30 y 50 cm de altura sobre el suelo. En caso afirmativo, se anotaba la identidad de la(s) especie(s) de plantas contactadas. También se consideró la presencia o ausencia de hojarasca en el suelo y de arbolado sobre la proyección vertical del palo (ver por ejemplo Reinert 1984, Schelbe 1987, Carrascal et al. 1989). Esta metodología de muestreo, aunque costosa en términos de esfuerzo y tiempo, proporciona descripciones detalladas del hábitat que se basan en porcentajes de cobertura objetivos y fácilmente replicables (número de contactos por cada cien puntos de muestreo).

La abundancia relativa de presas potenciales (artrópodos) se estimó arrojando al azar un bastidor de madera de 20x20 cm² y contando durante 1 min los artrópodos contenidos en su interior. Las muestras de artrópodos se realizaron a intervalos de 20 m, suministrando un total de 50 muestras por transecto. Se consideraron únicamente los artrópodos de longitud superior a 3 mm, que son los consumidos mayoritariamente y seleccionados positivamente por *P. algirus* (Díaz y Carrascal 1990).

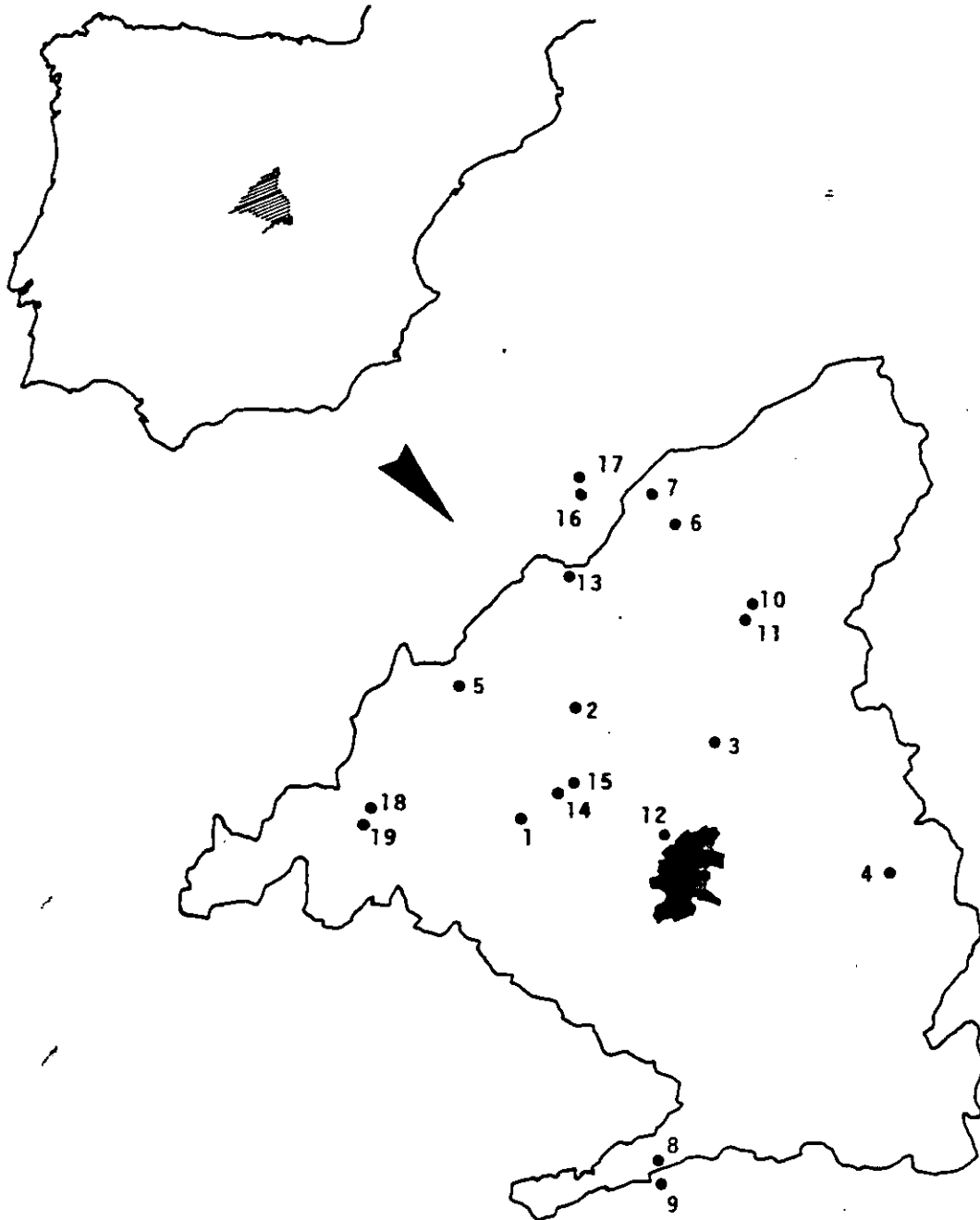


FIGURA 2.1.- Situación geográfica de las 19 parcelas de muestreo. Los números que identifican a las parcelas son los utilizados para la descripción de las mismas en el Apéndice 2.II.

Aunque la determinación de la disponibilidad de presas presenta siempre problemas metodológicos (Wiens 1984), se asume que el protocolo de muestreo refleja la disponibilidad trófica tal como es experimentada por *P. algirus*, un rastreador activo que utiliza una amplia gama de técnicas depredadoras, desde buscar dentro de la hojarasca hasta acechar a las presas más activas.

Los datos climatológicos se obtuvieron de las estaciones climatológicas más próximas a cada parcela (siempre dentro de un radio de menos de 5 Km), considerando los valores medios para períodos de al menos 7 años (Elías y Ruiz 1977). Las variables climatológicas seleccionadas son indicativas de la cantidad de radiación solar recibida (número de días nublados entre Marzo y Octubre), la amplitud del período anual de actividad (número de días libres de helada), los niveles de producción primaria (precipitación y evapotranspiración anuales), el grado de stress térmico por defecto o exceso durante los meses más contrastados (temperaturas máximas en Julio y mínimas en Enero), y la benignidad del clima al comienzo y al fin del período anual de actividad (temperaturas medias en Marzo y Octubre). Aunque los datos no han incluido el año de muestreo, ilustran convenientemente las diferencias climáticas entre parcelas, y pueden por tanto utilizarse para valorar las variaciones espaciales de la abundancia de *P. algirus* en función del mesoclima, sobre todo si se tiene en cuenta que las poblaciones de Saurios parecen mantener una notable estabilidad numérica a lo largo del tiempo (Schoener 1985).

Los patrones de covariación dentro de cada serie de datos (variables estructurales, florísticas y climatológicas) fueron explorados mediante análisis de componentes principales previa rotación de los ejes

iniciales por el procedimiento Varimax. El objetivo último era obtener unos pocos componentes, suficientemente informativos desde el punto de vista teórico, ilustrativos de los gradientes ambientales analizados y con la estructura factorial más simple posible (Harman 1967). También se emplearon como herramientas estadísticas la regresión múltiple por pasos y las correlaciones simple y parcial (Nie et al. 1975).

TABLA 2.1: Análisis de componentes principales con las variables estructurales de las diecinueve parcelas de muestreo. Siglas de las variables como en el Apéndice 2.I. Las correlaciones significativas entre las variables originales y los componentes obtenidos aparecen en cursiva.

	CPE1	CPE2	CPE3
HJ	-0.26	0.17	0.92
C0	0.94	-0.20	0.06
C10	0.89	0.36	-0.10
C20	0.69	0.69	-0.01
C30	0.35	0.91	-0.01
C50	-0.20	0.91	-0.06
CAR	0.26	-0.27	0.89
Eigenvalue	2.45	2.40	1.66
% variance	35.00	34.30	23.70

TABLA 2.2: Análisis de componentes principales con las variables de composición florística de las diecinueve parcelas de muestreo. Siglas de las variables como en el Apéndice 2.I. Las correlaciones significativas entre las variables originales y los componentes obtenidos aparecen en cursiva.

	CPF1	CPF2	CPF3	CPF4
PLC	0.89	-0.20	0.17	0.09
ESC	-0.10	0.90	-0.27	0.07
CON	-0.49	-0.33	0.47	0.56
hb	0.50	-0.19	0.68	0.36
cm	-0.25	0.02	0.10	-0.95
jr	-0.18	0.08	-0.94	0.17
esc	-0.29	0.84	0.05	-0.20
plc	0.87	-0.23	0.21	0.14
Eigenvalue	2.23	1.76	1.72	1.45
% variance	27.90	22.00	21.50	18.12

RESULTADOS

Los tres primeros componentes principales obtenidos en el análisis de la matriz de estructura de la vegetación (componentes principales estructurales: CPEs) explican el 93 % de la varianza original. Estos tres componentes (Tabla 2.1) definen, respectivamente, un incremento del desarrollo de la vegetación en las proximidades del suelo (0-20 cm de altura; CPE1) y en el estrato arbustivo inferior (por encima de los 20 cm; CPE2), así como un gradiente de desarrollo forestal asociado a coberturas crecientes de arbolado y hojarasca (CPE3). Los resultados obtenidos con la matriz de composición florística (componentes principales florísticos: CPFs; Tabla 2.2) se muestran menos nítidos, probablemente como consecuencia de las profundas modificaciones paisajísticas introducidas por el hombre en la zona de estudio. Los cuatro factores finalmente escogidos (que explican el 89.5 % de la varianza original) sitúan en sus extremos positivos a las formaciones forestales planocaducifolias (robledales, sotos; CPF1), planoesclerófilas (encinares, coscojares; CPF2) y aciculifolias (pinares) en oposición a los jarales (CPF3) y a los matorrales de caméfitos (tomillares, lavandulares; CPF4).

TABLA 2.3: Análisis de componentes principales con las variables climáticas de las diecinueve parcelas de muestreo. Siglas de las variables como en el Apéndice 2.I. Todas las correlaciones entre las variables originales y el componente CPC son significativas.

	CPC
E	0.85
LL	-0.55
P	-0.89
ETP	0.99
t en	0.96
T jl	0.91
T _m mr	0.96
T _m oc	0.98
Eigenvalue	6.43
% variance	80.36

Finalmente, las variables climáticas originan un único componente principal (CPC: 80.4 % de la varianza original) que sitúa en el extremo positivo los mesoclimas más cálidos y secos (Tabla 2.3).

TABLA 2.4: Correlaciones parciales entre la abundancia de *P. algirus* y la situación de las parcelas de muestreo en los componentes principales estructurales y florísticos; y correlaciones simples con el componente climático, la disponibilidad de presas potenciales y la abundancia relativa de otras especies de lacértidos.

Componentes estructurales		
CPE1	0.48	p=0.05
CPE2	0.84	p<0.001
CPE3	0.63	p<0.01
Componentes de composición florística		
CPF1	0.48	p<0.1
CPF2	0.43	p<0.1
CPF3	0.15	p>0.1
CPF4	-0.04	p>0.5
Componente climático		
CPC1	0.07	p>0.5
Disponibilidad trófica		
no. de artrópodos > 3 mm	0.45	p=0.053
Otras especies de lacértidos		
no. por transecto	-0.02	p>0.5

La Tabla 2.4 muestra las correlaciones obtenidas entre la abundancia relativa de *P. algirus* y la situación de las diecinueve parcelas de muestreo en cada componente principal, así como las correlaciones entre la abundancia de *P. algirus* y las estimas de disponibilidad trófica y de abundancia de otros lacértidos. La influencia de la estructura y composición florística de la vegetación (CPEs y CPFs) se analizó mediante correlación parcial dentro de cada grupo de componentes principales (Tabla 2.4). Sólo los factores estructurales se asocian significativamente

con la abundancia de *P. algirus*, aunque se obtienen correlaciones marginalmente significativas con los dos primeros componentes florísticos. Ni el mesoclima (situación de las parcelas en el componente CPC), ni los efectivos de otras especies de lacértidos parecen ejercer ninguna influencia sobre la abundancia relativa de *P. algirus*.

La adopción de técnicas multivariantes (regresión múltiple) muestra que todos los componentes estructurales entran en un modelo de regresión por pasos con la abundancia de *P. algirus* como variable dependiente, y la situación de las parcelas muestreadas en los tres CPEs como variables independientes. El modelo estructural resulta altamente significativo ($P < 0.001$) y explica un elevado porcentaje de la varianza observada en la abundancia de *P. algirus* ($R^2 = 77.4 \%$):

$$IA = 4.63 + 1.51 \cdot CPE1 + 4.44 \cdot CPE2 + 2.24 \cdot CPE3 \quad (1),$$

donde IA es el índice de abundancia (nº máximo de avistamientos por ha).

Un análisis similar con los factores florísticos introduce únicamente los dos primeros CPFs en el correspondiente modelo de regresión, revelando la existencia de una asociación positiva entre la abundancia de *P. algirus* y la cobertura de arbolado planifolio (CPF1 y CPF2). La capacidad predictiva de este segundo modelo resulta en cualquier caso mucho menor ($R^2 = 34 \%$, $P < 0.05$):

$$IA = 4.63 + 2.58 \cdot CPF1 + 2.28 \cdot CPF2 \quad (2).$$

El análisis de regresión por pasos considerando todas las posibles variables independientes (componentes principales de las tres series de datos, disponibilidad de presas potenciales y abundancia de otros lacértidos) introduce en el modelo global ($R^2 = 75.9 \%$, $P < 0.001$) únicamente el segundo factor estructural (CPE2, i.e. desarrollo del estrato

arbustivo inferior por encima de los 20 cm de altura; $P < 0.001$) y la abundancia de artrópodos en el suelo ($P = 0.0025$):

$$IA = 1.18 + 4.41 \cdot CPE1 + 0.08 \cdot na3 \quad (3),$$

donde $na3$ es el número total de artrópodos mayores de 3 mm encontrados en cada transecto.

Puede por tanto afirmarse que la abundancia de *P. algirus* a escala regional (comparación entre hábitats) aumenta con la cobertura de arbustos con más de 20 cm de altura y con la disponibilidad de presas potenciales (Fig. 2.2). Hay que destacar que los efectos de la cobertura de vegetación en las proximidades inmediatas del suelo (CPE1) y de la cobertura de hojarasca (CPE3) parecen mediatizados, al menos en parte, por la influencia que estas coberturas ejercen sobre la disponibilidad trófica, ya que las estimas de abundancia de artrópodos se correlacionan positivamente con dichos gradientes (correlaciones parciales: $r = 0.58$, $P = 0.01$ y $r = 0.52$, $P = 0.03$ para CPE1 y CPE3 respectivamente), explicando ambos el 47.1 % de la varianza observada en los conteos de artrópodos.

Con objeto de comprobar la validez y grado de generalidad del modelo de distribución global representado en la ecuación 3 (Fig. 2.2), se escogieron al azar diez de las diecinueve parcelas y se efectuó a continuación un análisis de regresión múltiple de la abundancia de *P. algirus* vs. las situaciones de las parcelas en el gradiente CPE2 y las estimas de abundancia de presas en la submuestra seleccionada. El proceso de selección al azar - regresión se repitió diez veces. El componente CPE2 entró en el modelo de regresión en todos los ensayos, y la estima de la abundancia de presas en siete de las diez simulaciones. En promedio, el porcentaje de varianza explicado por ambas variables en los diez ensayos fue del 73.8 % (7 g.l., $P < 0.01$). Las ecuaciones bivariantes

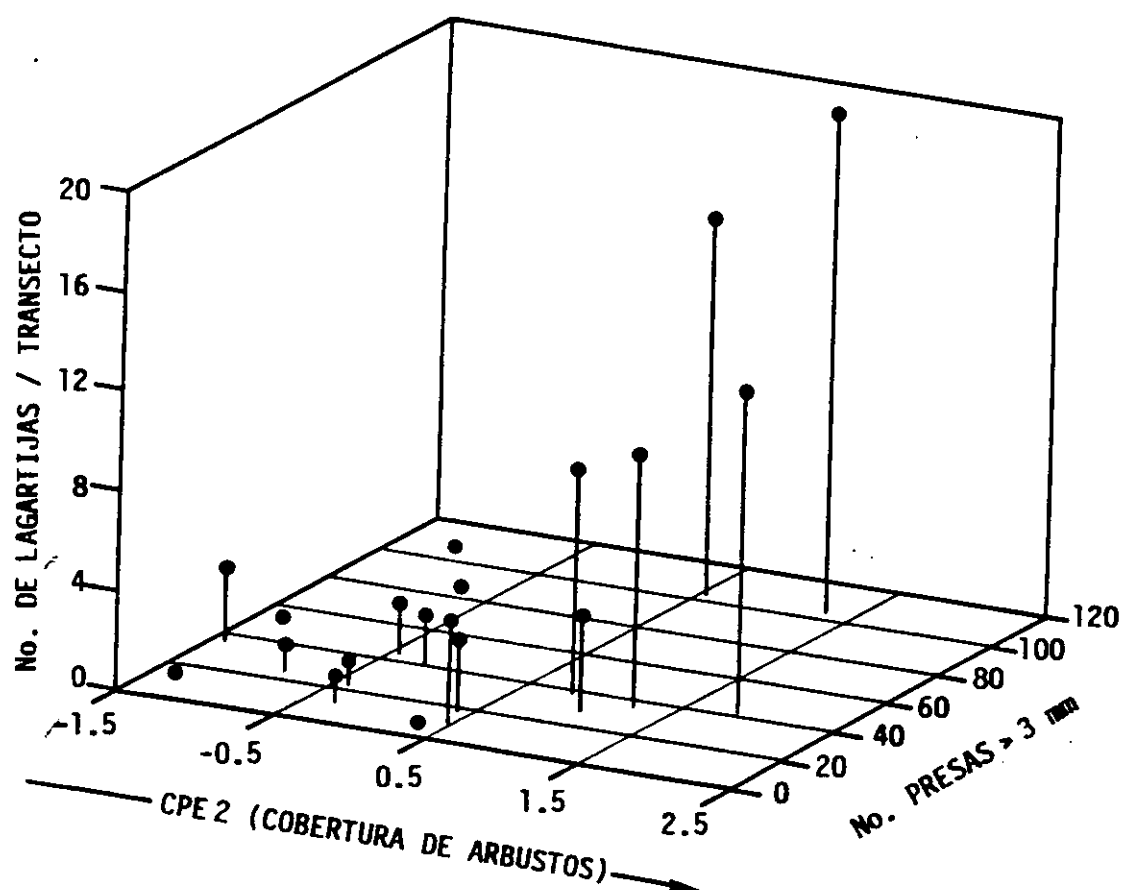


FIGURA 2.2.- Relación entre la abundancia de *P. alirus* (nº de individuos por transecto), el desarrollo del estrato arbustivo entre 20 y 50 cm de altura (CPE2, ver Tabla 2.1) y la disponibilidad de presas potenciales (na3, número de artrópodos mayores de 3 mm).

obtenidas se emplearon a continuación para predecir la abundancia de *P. algirus* en las nueve parcelas no utilizadas en cada caso para la construcción de cada uno de los diez modelos. Las abundancias observadas y predichas estuvieron significativamente correlacionadas ($P < 0.05$ en tests de una cola) en ocho de las diez simulaciones, con un coeficiente de correlación promedio de 0.70 (7 g.l., $P < 0.05$, test de una cola).

DISCUSION

La ausencia de correlación significativa entre la abundancia de *P. algirus* y la situación de las parcelas censadas en el gradiente de mesoclimas definido por CPC, indica que las variaciones climáticas a escala regional no son determinantes para la distribución y abundancia de la especie. Sin embargo, a escala peninsular las grandes variaciones del clima (transición entre las regiones mediterránea y eurosiberiana) sí que parecen determinar los límites de su distribución global (ver Capítulo 1 y referencias que allí aparecen). Así, en la Cornisa Cantábrica y Sur de Pirineos, *P. algirus* parece rastrear estrechamente los ambientes locales de clima mediterráneo. Esta aparente discrepancia indica que deben extremarse las precauciones al considerar los efectos del clima a distintas escalas biogeográficas (ver revisión en Wiens 1989b). Por otra parte, puede resultar difícil discernir si el clima influye directamente sobre la distribución de los organismos a través de procesos fisiológicos (Thorpe y Brown 1989, Root 1989a y 1989b) o si, por el contrario, la asociación entre clima y patrones de distribución debe ser atribuida a los efectos del clima sobre, por ejemplo, la estructura y composición florística de la vegetación. En cualquier caso, los resultados obtenidos indican que, a escala regional dentro del área de distribución de la especie, los factores estructurales y

tróficos (que operan a nivel de individuos, determinando procesos tales como la defensa antipredatoria, la eficacia en la captura de presas y el mantenimiento de "territorios"), enmascaran los efectos del clima. Así, *P. algirus* faltaría, o estaría presente con densidades de población muy bajas, en aquellas localidades que, a pesar de disponer de un clima adecuado, no presentasen las condiciones estructurales y de disponibilidad trófica requeridas por la especie para su supervivencia y reproducción.

La presencia de otras especies de lacértidos no parece condicionar la distribución y abundancia de *P. algirus* a escala regional. Por tanto, el papel de la competencia en la estructuración de los agregados de lacértidos debería en todo caso analizarse a escalas especiales mucho más reducidas, y considerando siempre qué recursos particulares pueden resultar limitantes para las poblaciones de saurios objeto de estudio (Schoener 1983, Connell 1983, Tilman 1987).

Los efectos de la composición florística de la vegetación sobre la abundancia de *P. algirus* desaparecen al excluir los efectos de otros atributos ambientales, al parecer más importantes para la biología e historia natural de la especie. Así, la cobertura de encinas y otras quercíneas de hoja perenne (tanto árboles como arbustos; componente CPF2) se correlaciona significativamente ($r = 0.48$, $P = 0.037$, $n = 19$) con la cobertura de arbustos por encima de los 20 cm de altura (CPE2), y la cobertura de árboles y arbustos planocaducifolios (CPF1) se correlaciona significativamente con la abundancia de artrópodos ($r = 0.71$, $P < 0.001$, $n = 19$). De modo que los gradientes de composición florística que covarían positivamente con la abundancia de *P. algirus* (ecuación 2) no parecen tener efectos propios en cuanto que factores florísticos (Pianka 1967), sino que más bien reflejan mecanismos biológicos subyacentes que deben ser

atribuidos a factores estructurales y/o tróficos (e.g. ecuación 3: Influencia del componente estructural CPE2 y de la abundancia de presas sobre la ecología térmica, comportamiento de captura de presas o defensa antipredatoria; ver más abajo). Esta tendencia general de supremacía de otros factores sobre los meramente florísticos en cuanto tales se ha observado también a escala local (selección de microhábitat) fuera del área de estudio (Carrascal *et al.* 1989).

Hay que destacar el hecho de que un solo componente estructural (CPE2, el desarrollo del estrato arbustivo inferior) explica más de dos tercios de la varianza encontrada en la abundancia relativa de *P. algirus* a lo largo del gradiente regional. Los conocimientos disponibles sobre selección de hábitat en reptiles (ver revisión en Heatwole 1977) han mostrado que la estructura de la vegetación -i.e. la organización geométrica del entorno- desempeña un papel decisivo, al condicionar aspectos tales como la capacidad de defensa antipredatoria (Stamps 1983a) o, en general, los balances energéticos (Karasov y Anderson 1984). Interesa por tanto apuntar hipótesis que puedan explicar la fuerte asociación detectada entre la abundancia de *P. algirus* y el desarrollo del estrato arbustivo inmediatamente por encima de los 20 cm de altura. En este sentido, hemos considerado dos aspectos básicos de la biología de las lagartijas, la termorregulación y la defensa antipredatoria. Así, la cobertura de arbustos a escasa altura sobre el suelo genera un gradiente continuo de parches sol-sombra a lo largo del cual los animales pueden seleccionar su posición (Grant y Dunham 1988, Carrascal y Díaz 1989), y esos mismos arbustos ofrecen a su vez refugio frente a los depredadores independientemente de cuál sea la composición florística del matorral. Es más, los requerimientos, a veces enfrentados, de exposición al sol y

defensa antipredatoria, confluyen y se reflejan en la distancia a los arbustos que suministran sombra y refugio (Carrascal y Díaz 1989). Una elevada cobertura del estrato arbustivo inferior produce auténticos gradientes térmicos (ni demasiado cortos ni demasiado bruscos; Strijbosch 1988) que facilitan la minimización de esa distancia y de los movimientos requeridos para desplazarse entre sol y sombra. Estas características favorecerían en última instancia la supervivencia de los individuos, al facilitar la adquisición de temperaturas corporales óptimas y reducir el riesgo de depredación, produciendo en consecuencia poblaciones más numerosas.

El desarrollo de una abundante vegetación arbustiva en los ambientes ocupados por *P. algirus* ha sido ampliamente comentado en la literatura (Mellado *et al.* 1975, Mellado 1980, Arnold 1987, etc.), pero hasta la fecha nadie ha cuantificado con precisión sus efectos (ver comentarios en el Capítulo 1). El significado biogeográfico de esta asociación viene reforzado, a nivel de biogeografía histórica, por el complejo de caracteres (imbricación de las escamas ventrales, ausencia de collar, escamas dorsales recias y fuertemente aquilladas) que, según Arnold (1973), han evolucionado en *P. algirus* como adaptación funcional a la locomoción y supervivencia en zonas de vegetación arbustiva densa (Capítulo 1).

De modo similar, las lagartijas se refugian también en la profunda capa de hojarasca de las parcelas en que la especie resulta más abundante (observación personal). La hojarasca no es sólo el tipo de sustrato preferido por *P. algirus* (Mellado 1980, Arnold 1987, Carrascal *et al.* 1989), sino también el habitualmente utilizado para el rastreo y captura de las presas. De hecho, los efectos de la hojarasca (CPE3) y de la cobertura de vegetación a nivel del suelo (CPE1, presumiblemente un

índice de producción primaria) sobre la abundancia de *P. algirus*, parecen reflejar la asociación positiva de dichas coberturas con la abundancia de artrópodos (ver Resultados). La disponibilidad de presas potenciales (abundantes en cualquier caso en ambientes mediterráneos durante el verano; Herrera 1980), por su parte, sí que influye sobre la abundancia relativa del predador al margen de los efectos principales atribuibles a la estructura del hábitat (componente CPE2), puesto que la correlación parcial obtenida es altamente significativa ($r = 0.67$, $P = 0.0025$). Resultados similares se han obtenido en estudios sobre comunidades de aves (Brush y Stiles 1986), pero apenas si se conocen en el caso de los lacértidos; los pocos datos observacionales disponibles (e.g. Heullin 1985) no permiten distinguir entre los efectos de la disponibilidad trófica sobre las densidades relativas de lacértidos y las asociaciones más casuales que podrían resultar de la convergencia en los patrones de selección de hábitat (como podría haber sido el caso de la cobertura de vegetación a nivel del suelo o de hojarasca en el caso de *P. algirus*). No obstante, la disponibilidad trófica parece desempeñar un papel secundario en la regulación de los tamaños poblacionales de *P. algirus*. Una vez que se cumplen los requisitos estructurales básicos para el asentamiento de la especie, su abundancia aumenta con la disponibilidad de presas potenciales; pero la disponibilidad trófica deja sin explicar la ausencia de la especie en aquellas parcelas (Fig. 2.2) que, a pesar de disponer de gran número de artrópodos, apenas ofrecen cobertura arbustiva por encima de los 20 cm de altura (e.g. pastos, robledales con escaso o nulo desarrollo del sotobosque arbustivo, etc.).

La influencia de la disponibilidad trófica sobre la abundancia de *P. algirus* puede ser interpretada como resultado de un equilibrio entre las

presiones selectivas contrapuestas (Sih 1980) de obtención del alimento y de defensa antipredatoria (ver Capítulo 1 y referencias que allí aparecen sobre potenciales depredadores de *P. algirus*). Los hábitats con elevadas densidades de artrópodos permitirían a *P. algirus* minimizar el esfuerzo bruto de búsqueda de presas (i.e. número de movimientos que harían aumentar su detectabilidad frente a sus depredadores), incrementando de este modo su supervivencia. Esta interpretación es coherente con la selección de presas basada en el tamaño medio de las mismas (Díaz y Carrascal 1990 y Capítulo 6), puesto que al aumentar el tamaño de las presas disminuye el número de capturas requerido para satisfacer las demandas energéticas (Pough y Andrews 1985). Otra posible explicación, no necesariamente alternativa (McNamara y Houston 1987), de la influencia de la disponibilidad trófica sobre la abundancia de *P. algirus*, puede obtenerse considerando los efectos de la abundancia del alimento sobre el crecimiento y fecundidad de los individuos (Dunham 1978, Ferguson *et al.* 1983, Guyer 1988).

CONCLUSIONES

1.- Ni el clima ni la abundancia de otras especies de lacértidos parecen condicionar la distribución cuantitativa de *P. algirus* a escala regional.

2.- La asociación positiva entre cobertura de vegetación forestal planifolia y abundancia de *P. algirus* responde a atributos estructurales y tróficos más que a aspectos de la composición florística en cuanto tal.

3.- Así, la abundancia relativa de *P. algirus* aparece fuertemente correlacionada con la cobertura del estrato arbustivo inferior (cobertura

de vegetación entre 20 y 50 cm de altura). Una vez satisfecho este requisito estructural básico, la abundancia aumenta con la disponibilidad de presas potenciales; ésta, a su vez, viene condicionada por las coberturas de hojarasca y de vegetación a nivel del suelo.

4.- Estos resultados se interpretan a la luz de hipótesis autoecológicas (estrategias de termorregulación, defensa antipredatoria y minimización del movimiento requerido) cuyo efecto sobre la supervivencia, y por tanto abundancia relativa, probablemente pueda aplicarse a otros saurios insectívoros propios de zonas templadas.

APENDICE 2.I

Siglas de las variables consideradas

NPa = Número (máximo) de contactos con *Psammodromus alirus*

ESTRUCTURA DE LA VEGETACION

HJ = Cobertura de hojarasca

C0 = Cobertura de vegetación a nivel del suelo

C10 = Cobertura de vegetación a 10 cm de altura sobre el suelo

C20 = Cobertura de vegetación a 20 cm de altura sobre el suelo

C30 = Cobertura de vegetación a 30 cm de altura sobre el suelo

C50 = Cobertura de vegetación a 50 cm de altura sobre el suelo

CAR = Cobertura del arbolado

COMPOSICION FLORISTICA

CON = Cobertura de coníferas

ESC = Cobertura de árboles planoesclerófilos

PLC = Cobertura de árboles planocaducifolios

esc = Cobertura de arbustos planoesclerófilos

plc = Cobertura de arbustos planocaducifolios

Jr = Cobertura de jara

cm = Cobertura de caméfitos

hb = Cobertura de herbáceas

DISPONIBILIDAD TROFICA

na3 = Número de artrópodos mayores de 3 mm

CLIMATOLOGIA

E = Duración en días de la estación libre de heladas

LL = Número de días de lluvia entre marzo y octubre

P = Precipitación media mensual

ETP = Evapotranspiración media mensual

t_{en} = Media de las temperaturas mínimas de enero

T_{jl} = Media de las temperaturas máximas de julio

t_mmz = Media de las temperaturas medias de marzo

t_mmoc = Media de las temperaturas medias de octubre

OTRAS ESPECIES DE LACERTIDOS

NOL = Número de contactos con individuos de otras especies

APENDICE 2.II

Caracterización de las 19 parcelas de muestreo

Nº	Tipo de medio; altitud _{snm}	HJ	C0	C10	C20	C30	C50
1	Encinar adehesado; 580m	26	46	55	42	23	7
2	Encinar-jaral; 1000m	39	28	36	33	33	31
3	Encinar; 900m	71	45	59	43	40	45
4	Coscojar-tomillar; 700m	10	65	65	26	20	15
5	Robledal-fresneda; 950m	23	86	78	65	48	32
6	Pinar de <i>P. sylvestris</i> con sotobosque de roble; 1175m	62	53	38	21	9	7
7	Robledal adehesado; 1400m	88	57	73	68	48	18
8	Erial; 525m	0	61	52	35	27	10
9	Coscojar; 525m	22	8	37	29	26	20
10	Pastizal; 700m	15	93	80	42	16	7
11	Encinar-quejigar sobre ladera rocosa; 700m	36	47	16	7	4	2
12	Pinar de <i>P. pinea</i> ; 650m	44	45	43	23	16	13
13	Pinar subalpino de <i>P. sylvestris</i> ; 1750m	83	55	18	8	5	1
14	Encinar-jaral; 580 m	67	8	17	13	18	25
15	Soto; 625 m	68	50	43	40	33	20
16	Robledal; 1200m	66	64	60	20	9	3
17	Soto; 1180m	47	58	28	11	6	5
18	Jaral; 650m	61	1	7	7	15	25
19	Pinar maduro de <i>P. pinea</i> con sotobosque de encina; 650m	67	67	76	54	39	20

APENDICE 2.II (cont.)

Nº	CAR	CON	ESC	PLC	esc	plc	jr	cm	hb	na3	E	LL
1	16	0	16	0	12	0	0	24	39	40	157	21
2	18	1	17	0	14	0	39	11	28	29	181	53
3	35	0	35	0	53	0	19	2	41	40	195	49
4	0	0	0	0	14	0	0	36	46	21	169	49
5	49	0	0	49	1	31	0	0	96	36	162	52
6	60	52	0	8	0	13	0	0	71	25	134	44
7	63	0	0	63	0	17	1	12	88	103	120	44
8	0	0	0	0	0	0	0	5	58	13	190	39
9	3	0	3	0	26	0	0	41	7	11	190	39
10	10	0	10	0	1	0	0	3	99	86	218	39
11	35	1	19	15	5	3	0	3	57	35	218	39
12	49	47	0	2	0	1	0	0	78	43	226	64
13	85	85	0	0	0	0	0	0	64	14	93	56
14	21	0	21	0	10	0	51	1	6	17	157	21
15	62	0	6	56	4	20	0	0	70	103	157	21
16	100	11	0	92	0	18	2	0	96	107	101	68
17	83	18	0	65	0	16	2	0	71	53	101	68
18	0	0	0	0	0	0	68	0	6	8	193	43
19	52	46	4	0	31	0	7	2	67	36	193	43

APENDICE 2.II (cont.)

NQ	P	ETP	t en	T jl	T _m mr	T _m oc	NQL	NPa
1	21	739	0.4	32.8	8.0	13.0	1	2
2	53	749	-0.2	35.6	8.8	13.3	3	4
3	49	733	0.6	30.9	7.3	14.0	3	13
4	49	750	-1.0	32.8	9.3	13.7	2	1
5	52	669	-1.0	30.0	8.0	12.0	0	10
6	44	631	-1.8	26.9	5.9	10.8	5	1
7	44	625	-2.5	26.9	5.0	10.0	7	20
8	39	754	0.6	32.7	9.6	13.9	2	1
9	39	754	0.6	32.7	9.6	13.9	7	4
10	39	731	-0.1	29.5	8.0	13.0	0	0
11	39	731	-0.1	29.5	8.0	13.0	5	3
12	64	758	1.4	30.9	10.0	14.0	0	2
13	56	520	-4.1	21.9	2.0	7.0	0	0
14	21	739	0.4	32.8	8.0	13.0	0	3
15	21	739	0.4	32.8	8.0	13.0	2	15
16	68	603	-4.4	26.7	4.4	8.8	4	0
17	68	603	-4.4	26.7	4.4	8.8	17	0
18	43	767	0.5	31.1	9.4	14.4	3	0
19	43	767	0.5	31.1	9.4	14.4	0	9

Capítulo 3

TERMORREGULACION: PAUTAS COMPORTAMENTALES DE EXPOSICION AL SOL

TERMORREGULACION: PAUTAS COMPORTAMENTALES DE EXPOSICION AL SOL

INTRODUCCION

Desde que Cowles y Bogert (1944) demostraran que los saurios de ambientes desérticos regulan su temperatura corporal a través del comportamiento, la termorregulación se ha convertido en uno de los aspectos más desarrollados del estudio ecológico de los reptiles. En la actualidad resulta claro que en este grupo la termorregulación es básicamente un proceso comportamental, desempeñando el control fisiológico un papel meramente modulador (Bartholomew 1982). Sobre todo en las formas de pequeño y mediano tamaño, como es el caso de *P. algirus*, la temperatura corporal cambia tan rápidamente que la regulación fisiológica apenas si ejerce efecto alguno en comparación con los ajustes del comportamiento (Crisp *et al.* 1979). Dichos ajustes, por otro lado, responden a las variables ambientales que determinan los valores de las tasas de transferencia de calor. Sin embargo, y a pesar de que diversos autores han estudiado la modificación de las tasas de calentamiento y/o enfriamiento en respuesta a modificaciones del entorno (*e.g.* Grigg *et al.* 1979, Claussen y Art 1981, Fraser 1985), la mayoría de estos trabajos han sido efectuados bajo condiciones de laboratorio que tienen poco que ver con el contexto ecológico de la termorregulación, habiéndose centrado en procesos fisiológicos enteramente aislados de los aspectos comportamentales (Huey 1982).

Por otra parte, un número creciente de estudios de campo ha puesto de relieve que el ambiente térmico puede ser contemplado como un recurso ecológico a lo largo del cual pueden producirse fenómenos de selección,

competencia y segregación (Magnuson *et al.* 1979, Roughgarden *et al.* 1981, Christian *et al.* 1983, Grant y Dunham 1988, Adolph 1990). No obstante, los mecanismos comportamentales en sí mismos han recibido menos atención que sus consecuencias ecológicas (e.g. microdistribución espacial o temporal). Así por ejemplo, resulta claro que las especies heliótermas que regulan su temperatura alternando la exposición al sol con la búsqueda de refugios a la sombra, pueden optar entre modificar la tasa (nº de veces por unidad de tiempo) con que se exponen a la radiación solar y/o ajustar la duración media de los períodos de soleamiento individuales (Spellerberg 1972, Avery 1976). Sin embargo, las claves ambientales e implicaciones ecológicas de estas alternativas comportamentales apenas si han sido exploradas. El objeto de este Capítulo es investigar cómo el ambiente térmico determina, a través de sus efectos sobre las tasas de transferencia de calor, los patrones matinales de comportamiento termorregulador en *P. algirus*. Así, se consideran las características del ambiente físico que hacen cambiar las estrategias adoptadas y se discute la asociación de dichas estrategias con otros aspectos del comportamiento de la especie (e.g. tiempo invertido en actividades locomotoras: búsqueda de alimento, defensa antipredatoria, interacciones sociales, etc.).

AREA DE ESTUDIO

Situación geográfica y entorno paisajístico.— El área donde se llevó a cabo la recogida de datos para éste y los próximos capítulos (Capítulos 3, 4, 5 y 6) se localiza en el centro de la Península Ibérica y abarca unas 200 ha de monte bajo situadas a una altitud media de 700 m s.n.m. (Monte de Viñuelas, Madrid; 40° 35' N, 03° 45' W). La unidad paisajística formada por los Montes de El Pardo y Viñuelas (Fig. 3.1) constituye el último

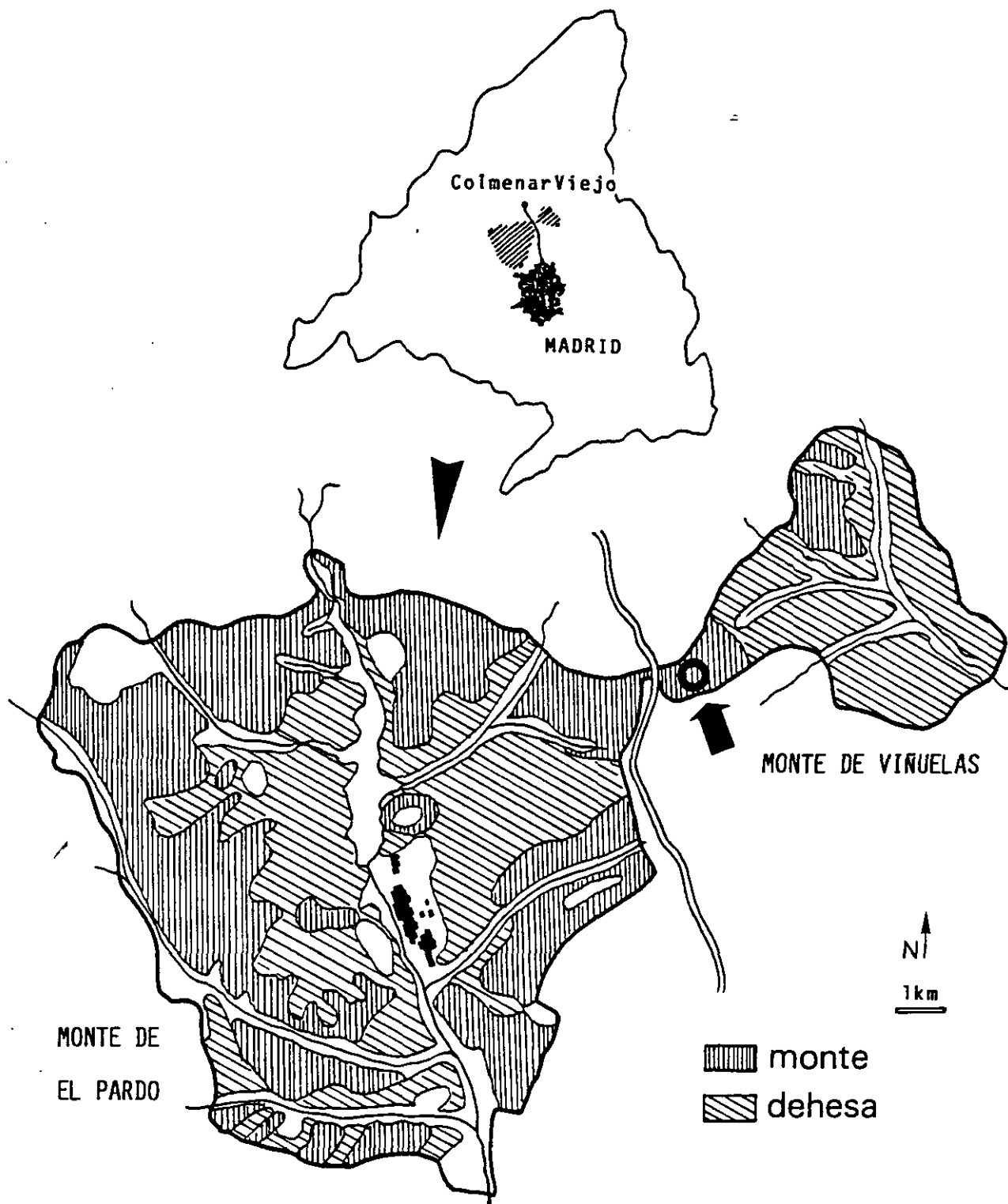


FIGURA 3.1.- Localización del área de estudio (Capítulos 3, 4, 5 y 6) en la unidad paisajística formada por los montes de El Pardo y Viñuelas.

reducto forestal bien conservado del amplio corredor de bosque mediterráneo que comunica las sierras y dehesas extremeñas con los encinares del Interior peninsular. La finca de Viñuelas se sitúa, de hecho, en el extremo oriental de las formaciones de encinar carpetano, asentadas sobre sustratos silicícolas, que se extienden por los sedimentos arenosos del borde norte de la cuenca del Tajo y el piedemonte, valles y vertientes secas del sector guadarrámico del Sistema Central.

La zona de estudio, correspondiente a la mancha de encinar de monte bajo ubicada en el extremo occidental de la finca de Viñuelas (Fig. 3.1), abarca una superficie de erosión asentada sobre materiales miocénicos procedentes de la descomposición y arrastre de los granitos, gneises y cuarcitas de la Sierra de Guadarrama. Las arenas detríticas (arcosas) resultantes de los procesos erosivos constituyen el material parental del suelo. Desde el punto de vista geomorfológico, la orografía es relativamente suave, con lomas de escasa pendiente separadas por valles de fondo ancho y plano. La erosión, aunque refrenada por la todavía abundante vegetación, se ve favorecida por la escasa consistencia de las arcosas, haciéndose patente en las zonas aclaradas de las laderas.

La especie vegetal dominante es la encina carrasca *Quercus rotundifolia*, árbol al que corresponde como especie climática el mayor área potencial peninsular (Rivas-Martínez 1975) y que domina en el piso bioclimático mesomediterráneo al que pertenece el área de estudio (Rivas-Martínez 1981). En realidad, el encinar de monte bajo constituye la primera etapa de sustitución del bosque esclerófilo original, produciéndose un cambio en el porte y altura de la especie dominante; es la propia encina la que, en forma arbustiva, domina su propia primera etapa sucesional. Así, las copas del estrato arbóreo aparecen dispersas entre el

matorral alcanzando tallas más bien discretas, y los ejemplares de mayor porte quedan relegados a las zonas adeshadas de los fondos de valle. Las matas de las encinas, sin embargo, alcanzan un notable desarrollo, bajo la forma de arbustos achaparrados que crecen en torno a los árboles, configurando en las laderas núcleos densos con muy escasos claros. La relativa degradación del encinar favorece, de hecho, a los reptiles, ya que el aclaramiento del estrato arbóreo hace menos densa la sombra proyectada sobre el sotobosque y facilita la termorregulación por helioterapia, mientras que la elevada cobertura del matorral suministra a los animales sombra (en los momentos más calurosos) y refugio.

El estrato arbustivo, a diferencia del arbóreo, muestra una riqueza florística algo mayor, con especies relativamente exigentes en humedad (e.g. el labiérnago, *Phillyrea angustifolia*, o el rusco, *Ruscus aculeatus*) junto a otras propias de climas más secos y contrastados (e.g. el torvisco, *Daphne gnidium*, o la esparraguera, *Asparagus acutifolius*).

En las laderas más erosionadas se desarrolla un matorral heliófilo de jaras (*Cistus ladanifer*) y/o jaguarzos (*Halimium viscosum*) que, a medida que aumenta la degradación, disminuye de tamaño y cede su lugar a matorrales subarbustivos de carácter estepario y muy escasa talla como el cantueso (*Lavandula stoechas*) y los tomillos (género *Thymus*).

A medida que se va abriendo esta formación de matorral, y siempre que el suelo conserve todavía cierta humedad, se acentúa el crecimiento de las herbáceas, que sólo en los fondos de valle adquieren carácter dominante (pastizal de terófitos).

Climatología.— Las características climatológicas del área de estudio quedan reflejadas en el diagrama ombrotérmico de la Figura 3.2, en el que puede apreciarse un importante déficit hídrico estival. La zona presenta

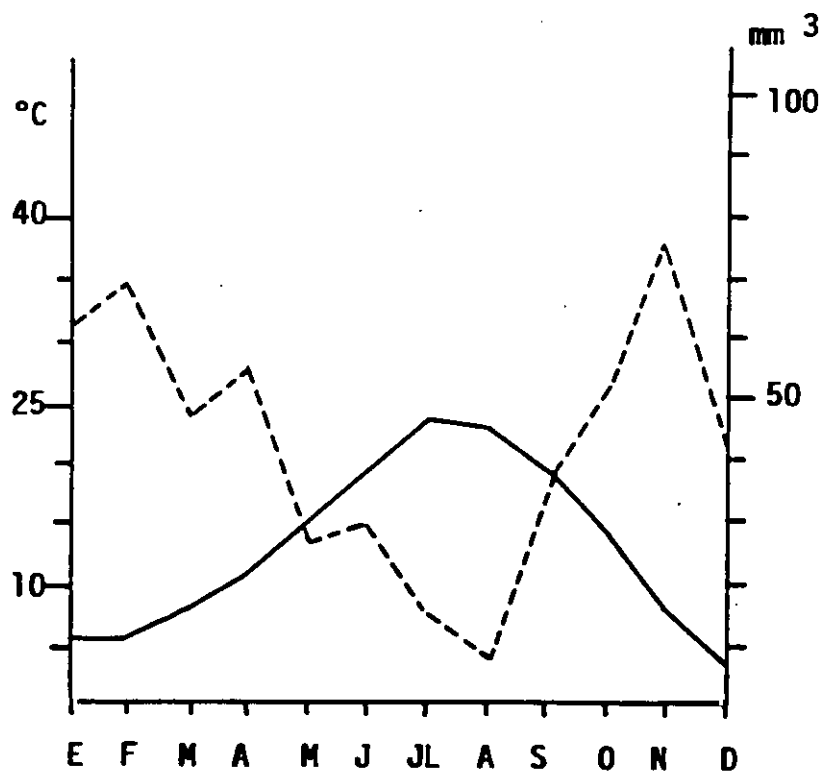


FIGURA 3.2.- Diagrama ombrotérmico de la estación meteorológica de Colmenar Viejo, próxima al área de estudio (valores medios para un período de diez años tomados de Elías y Ruiz 1977). En trazo continuo, curva termométrica; en trazo discontinuo, curva pluviométrica.

de tres a cuatro meses de sequía al año (de junio a septiembre), interrumpida sólo por lluvias escasas, locales y de carácter tormentoso. A lo largo del año, hay dos períodos húmedos muy marcados, a principios de primavera y en otoño. Las medias anuales se sitúan entre los 12.5 y los 14 °C. El período de tiempo frío, en el que hay posibilidad de heladas o tiempo auténticamente invernal, abarca desde finales de octubre hasta primeros de abril. En verano, especialmente entre el 15 de julio y el 15 de agosto, las temperaturas pueden llegar a hacerse extremas, llegando a cotas de hasta 40 °C.

En consecuencia, el período óptimo para la actividad de los reptiles (que coincide, por otra parte, con la época de la reproducción) corresponde a los meses de mayo y junio, con predominio de los días despejados, temperaturas todavía no excesivamente altas, y máximo desarrollo de los ciclos productivos de la vegetación y fauna artrópoda asociada. En efecto, los muestreos efectuados entre abril y septiembre de 1989 en distintas visitas al área de estudio, que permiten estimar la actividad de *P. algirus* (número de avistamientos dividido entre tiempo de búsqueda), revelan la existencia de diferencias significativas entre los meses (test de Kruskal-Wallis: $H = 16.3$, $P = 0.006$), con medias mensuales máximas en mayo y junio (Fig. 3.3).

ACTIVIDAD ANUAL DE *P. algirus*

Nº de avistamientos / hora

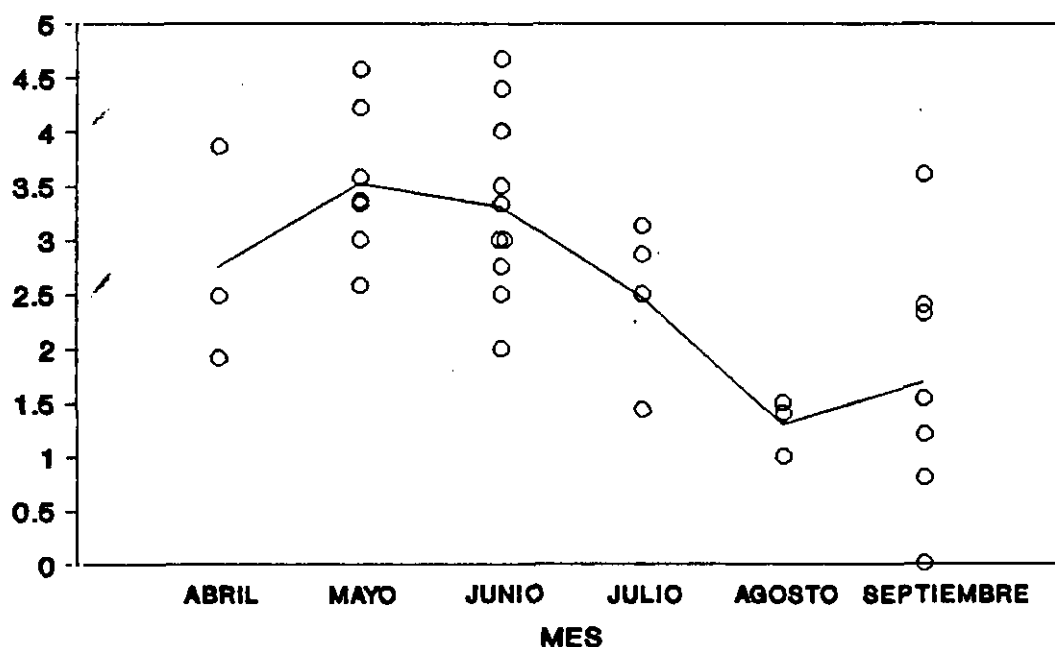


FIGURA 3.3.- Evolución de la actividad de *P. algirus* a lo largo del ciclo anual (Abril-Septiembre). Cada punto (correspondiente a un día de muestreo) representa el número de avistamientos por hora de búsqueda. La línea indica la evolución de las medias mensuales.

Fauna.- Dejando aparte las numerosas especies de passeriformes características del encinar (entre las que destacan por su abundancia en el área de estudio *Fringilla coelebs*, *Parus major*, *P. caeruleus*, *Sylvia undata*, *S. cantillans* y *Pica pica*), así como algunos mamíferos bien representados (e.g. *Sus scrofa*, *Oryctolagus cuniculus*, *Apodemus sylvaticus* y *Elyomys quercinus*), la herpetofauna detectada en el área de estudio incluye dos especies de anfibios (*Bufo bufo* y *B. calamita*), tres de ofidios (*Natrix natrix*, *Malpolon monspessulanus* y *Elaphe scalaris*) y cinco de saurios (*Tarentola mauritanica* - ocasional -, *Podarcis hispanica* - relegada a la tapia que rodea la finca - , *Lacerta lepida*, *Acanthodactylus erythrurus* y *P. algirus*, que es, con mucho, la más abundante), además de la Culebrilla Ciega *Blanus cinereus*. Mención aparte merece la presencia de numerosos predadores comprobados de *P. algirus* (Capítulo 1), entre los que destacan por su abundancia *M. monspessulanus*, *Lanius senator*, *L. excubitor*, *Upupa epops* y *Buteo buteo*, junto a otros detectados de forma más ocasional sobrevolando el área de estudio (*Falco tinnunculus*, *Hieraetus pennatus* y *Circaetus gallicus*).

MATERIAL Y METODOS

Datos de campo.- Las observaciones del comportamiento termorregulador de *P. algirus* se llevaron a cabo utilizando 15 de los animales marcados en la parcela del Soto de Viñuelas (Capítulo 5), de modo que en cada caso pudiera conocerse el sexo, longitud cabeza-cloaca y peso del individuo observado. Los datos se registraron a lo largo de 11 días soleados (menos del 15 % de cobertura de nubes) entre el 6 de Junio y el 6 de Julio de 1990. Las observaciones tuvieron lugar entre las 0600 h

(hora solar) y las 1200 h, extendiéndose por tanto entre el comienzo de la actividad diaria y el orto solar.

Con el objeto de evitar sesgos atribuibles a la presencia del observador, se consideró únicamente el comportamiento de aquellos animales que no mostraron una primera reacción de huida, o, alternativamente, se esperó el tiempo necesario para la normalización de la actividad del individuo observado. En este último supuesto, se utilizaba como criterio la recuperación de un ritmo de actividad con bajas velocidades locomotoras, pausas largas y/o frecuentes y escasa atención a los movimientos del observador.

Las secuencias de comportamiento fueron dictadas ininterrumpidamente a una grabadora portátil; se tuvo en cuenta en cada caso la alternancia de pausas y fases de locomoción, especificándose los momentos en que el individuo observado pasaba de sol a sombra y viceversa. Como variables independientes, se utilizaron la hora de comienzo de la secuencia y las temperaturas (± 0.1 °C) del aire (15 cm por encima del suelo) y del sustrato tanto a la sombra como a pleno sol. Las temperaturas se midieron, inmediatamente después de finalizar la grabación, con un termómetro electrónico digital, cuyo sensor se colocaba siempre a la sombra, en los lugares de sol y sombra donde la lagartija hubiera permanecido durante más tiempo, o, en caso de que no hubiera habido desplazamientos entre sol y sombra durante el período de observación, tanto en el lugar de avistamiento del individuo focal como en la mancha de sol (o sombra) más próxima. El ángulo solar se calculó en función de la hora, en relación a la longitud del día y hora local de salida del sol. Una vez en el estudio, se midió el tiempo total de duración de cada secuencia, y se definieron como períodos de soleamiento ("basking")

las pausas de, al menos, 10 s de estancia ininterrumpida a pleno sol. De este modo, quedaban excluidas las exposiciones ocasionales al sol durante períodos de actividad no termorreguladora (búsqueda de alimento, control del área de campeo, etc.). Acto seguido se determinó el número de soleamientos dentro de cada secuencia, calculándose su tasa (n_2 por minuto). Se midió también la duración (en segundos) de cada período de soleamiento individual, calculándose su media. La duración media fue normalizada mediante transformación logarítmica antes de su utilización en análisis paramétricos. El porcentaje de tiempo invertido en practicar la helioterapia (de aquí en adelante "tiempo de soleamiento") se estableció dividiendo la duración total de los soleamientos (suma de los períodos de soleamiento individuales) por el tiempo total de observación. El mismo procedimiento fue utilizado para estimar el porcentaje de tiempo invertido en actividades de carácter locomotor. Todas las series temporales se midieron con una precisión de ± 1 s, excluyéndose las secuencias de menos de 5 min de duración total con objeto de favorecer la estabilización de los resultados.

Una serie de ANOVAs con las observaciones de individuos registrados al menos 5 veces ($N = 5$ animales) puso de manifiesto la no existencia de diferencias significativas en las variables comportamentales analizadas ($P > 0.35$ en todos los casos); esto hace que disminuya la probabilidad de introducir en la base de datos una fuente adicional de variación incontrolada.

Las temperaturas corporales de las lagartijas observadas en el campo, requeridas para la predicción de las tasas de enfriamiento (ver más abajo), se estimaron mediante la ecuación de regresión $T_c = 14.46 + 0.69 \cdot T_a$, obtenida en un estudio previo sobre la termorregulación estival

de *P. algirus* en el área de estudio (Carrascal y Díaz 1989). Los valores de T_a introducidos en la ecuación como variable independiente fueron las medias ponderadas de las temperaturas al sol y a la sombra, considerando el porcentaje de tiempo invertido por el animal focal en cada tipo de localización.

Determinación experimental de las tasas de transferencia de calor.-

Las tasas de calentamiento y enfriamiento se determinaron experimentalmente en la Estación Biogeológica de El Ventorrillo (Navacerrada) en Julio de 1990. Los animales utilizados para los experimentos ($N = 15$), capturados en el Soto de Viñuelas, fueron alojados en terrarios al aire libre un par de días antes del comienzo de los registros. Cada individuo fue empleado en dos ocasiones (siempre en días distintos) en los procesos de calentamiento y enfriamiento, lo que arroja un tamaño muestral de 30 series para las tasas de calentamiento y de 29 para las de enfriamiento (una de las series de enfriamiento tuvo que interrumpirse debido a dificultades metodológicas).

Para la determinación de las tasas de calentamiento, los animales fueron introducidos y mantenidos en una cámara refrigerada hasta alcanzar una temperatura corporal (T_c) de aproximadamente $21\text{ }^{\circ}\text{C}$ (media \pm ES: 21.2 ± 0.78), que viene a ser la temperatura esperada para individuos inactivos en sus huras. A continuación, se fijaba el animal mediante dos cintas de adhesivo transparente (una sobre la cintura posterior y otra sobre los miembros anteriores) a una tabla de madera de $12 \times 25\text{ cm}$ a la que previamente se había pegado una monocapa de hojarasca de encina (el sustrato habitual en el área de estudio). La tabla se exponía entonces a la radiación solar, con la cabeza de la lagartija apuntando en la dirección del sol. Las temperaturas del aire y del sustrato ($\pm 0.1\text{ }^{\circ}\text{C}$; termómetro digital

con sensor a la sombra) se medían antes de terminar el ensayo, y se anotaba la hora exacta del comienzo de la prueba con vistas al cálculo del ángulo solar. La temperatura corporal se registró a intervalos de 15 s, para la estima de la tasa de calentamiento, hasta que hubo transcurrido un tiempo medio de aproximadamente 8 min (Tabla 3.1).

A continuación se trasladaba la tabla a una posición de sombra para estimar las tasas de pérdida de calor por radiación y convección, registrándose otra vez los valores de T_c a intervalos de 15 s a partir del momento en que comenzaba a descender la temperatura. Las temperaturas del aire y del sustrato fueron medidas nuevamente mediante un procedimiento análogo al utilizado durante las pruebas de soleamiento. Las tasas de enfriamiento y calentamiento (en $^{\circ}\text{C} \cdot \text{min}^{-1}$) se determinaron mediante las pendientes de las líneas de regresión entre T_b y el tiempo transcurrido.

RESULTADOS

Se obtuvieron en total 48 secuencias de comportamiento con una duración media de 7 min 33 s (SD = 5 min 9 s). Como primer resultado obvio del análisis de los datos, la proporción de tiempo invertido en practicar la helioterapia (i.e., tiempo de soleamiento) depende tanto de la duración media de los soleamientos como de su tasa (correlaciones parciales: $r = 0.923$ y $r = 0.776$ respectivamente, $P \ll 0.001$ en ambos casos, $N = 43$ puesto que 5 de los animales observados no practicaron la helioterapia durante el tiempo de duración de las secuencias correspondientes). La tasa de soleamiento (nº de pautas por unidad de tiempo), sin embargo, no afecta en cuanto tal al tiempo de soleamiento (correlación simple: $r = -0.007$, $P > 0.96$), sino que más bien modula la

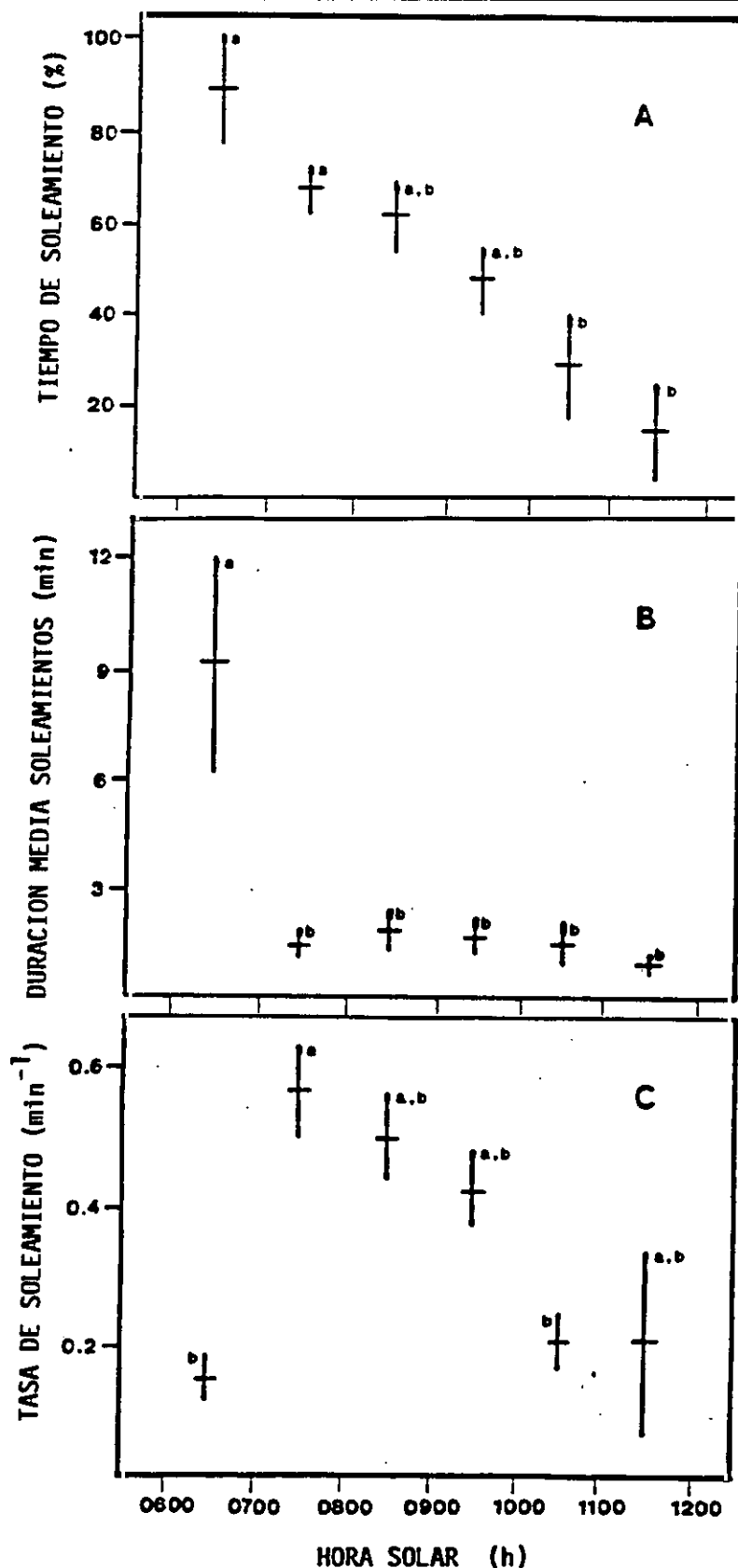


FIGURA 3.4.- Patrones temporales de comportamiento termorregulador: medias por intervalos horarios (\pm un error estándar) entre las 0600 y las 1200 h (hora solar) para: A) El porcentaje del tiempo total de observación en pauta de soleamiento; B) La duración media de los períodos de soleamiento; C) El número de soleamientos por minuto. Dentro de cada recuadro, índices compartidos indican medias que no difieren significativamente de acuerdo con los resultados del test de Tukey.

relación entre el tiempo de soleamiento y la duración media de los períodos de soleamiento individuales. El significado de este patrón de asociación, evidente a primera vista, se aclara considerando la variación horaria de las tres variables comportamentales (Fig. 3.4). Los tiempos de soleamiento (Fig. 3.4A) decrecen uniformemente entre el comienzo del período de actividad (0600-0700 h) y el mediodía (ANOVA: $F_{5,42} = 5.21$, $P < 0.001$). Esta tendencia se corresponde con un decremento paralelo de la duración media de los soleamientos ($F_{5,37} = 3.5$, $P = 0.011$), pero la forma de este último decremento no es lineal sino potencial (Fig. 3.4B): la duración media es casi cinco veces mayor antes de las 0700 h que a partir de ese momento, y luego cae bruscamente para permanecer más o menos constante durante el resto de la mañana. Las tasas de soleamiento, a su vez, también varían significativamente con el intervalo horario ($F_{5,42} = 5.08$, $P = 0.001$), siendo mínimas antes de las 0700 h (Fig. 3.4C), como cabría esperar de la duración extremadamente larga de los períodos de soleamiento más tempranos, y alcanzando luego un máximo entre las 0700 y las 0800 h. seguido de una progresiva disminución que continúa hasta el mediodía; estas variaciones matizan el efecto de la escasa y casi constante duración media de los soleamientos individuales a partir de las 0700 h.

Con objeto de explicar estos nítidos patrones de comportamiento termorregulador, se investigaron las claves ambientales de las tasas de transferencia de calor. Conviene resaltar que todas las series de medidas se ajustaron casi perfectamente a funciones lineales del tiempo transcurrido (ver rangos de los coeficientes de determinación en la Tabla 3.1), de modo que las pendientes de regresión obtenidas proporcionan estimas adecuadas de las tasas de intercambio de calor. Las tasas de calentamiento (T_{cal}) fueron introducidas como variable dependiente en un

TABLA 3.1.- Evolución de las temperaturas corporales de *P. algirus* (T_c) en función del tiempo transcurrido a pleno sol (calentamiento) o a la sombra (enfriamiento): media \pm SD y rango para la duración (D) de las series de medidas (registros de T_c cada 0.25 min), el valor inicial de T_c (T_{c0} : ordenada en el origen, en $^{\circ}\text{C}$), la tasa de intercambio de calor (b: pendiente, in $^{\circ}\text{C}\cdot\text{min}^{-1}$), y el porcentaje de varianza explicado por el tiempo transcurrido (R^2 , el coeficiente de determinación).

	CALENTAMIENTO (N = 30)		ENFRIAMIENTO (N = 29)	
	Media \pm SD	Rango	Media \pm SD	Rango
D	7.9 \pm 2.17	4.3 - 12.5	7.9 \pm 1.15	5.8 - 10.0
T_{c0}	21.2 \pm 1.56	18.0 - 24.2	31.9 \pm 4.22	23.7 - 37.2
b	1.56 \pm 0.97	0.13 - 3.52	-0.10 \pm 0.05	-0.2 - -0.02
R^2	99.0 \pm 0.90	96.3 - 100	98.3 \pm 1.86	94.1 - 99.8

análisis de regresión múltiple por pasos utilizando como variables independientes las temperaturas del aire y del sustrato ($T_{a_{sol}}$ and $T_{s_{sb}}$, respectivamente, ambas en $^{\circ}\text{C}$) y el ángulo solar (α , en grados sexagesimales). El modelo final obtenido, que demostró poseer una elevada capacidad de predicción ($R^2 = 91.5 \%$, $P < 0.001$), resultó ser:

$$T_{cal} (^{\circ}\text{C}\cdot\text{min}^{-1}) = -2.603 + 0.125 T_{a_{sol}} + 0.019 \alpha. \quad (1)$$

Por tanto, la velocidad con que se calienta *P. algirus* aumenta con la temperatura del aire y con el ángulo solar. De modo similar, la tasa de enfriamiento (T_{enf}) depende de la temperatura corporal al comienzo de la prueba (T_{c0}) - cuanto mayor sea la temperatura de partida al entrar en la sombra, tanto mayor será el descenso posible hasta igualar la temperatura del ambiente - y de la temperatura del sustrato ($T_{s_{sb}}$), de acuerdo con la ecuación ($R^2 = 81.7 \%$, $P < 0.001$):

$$T_{enf} (^{\circ}\text{C}\cdot\text{min}^{-1}) = 0.402 - 0.075 T_{c0} + 0.063 T_{s_{sb}}. \quad (2)$$

TABLA 3.2.- Variación horaria (media \pm error estándar y tamaño muestral) de las tasas de calentamiento y enfriamiento (T_{cal} y T_{enf} , en $^{\circ}\text{C}\cdot\text{min}^{-1}$) medidas bajo condiciones controladas (ver Material y Métodos), y estimadas para los individuos observados en el campo de acuerdo con las ecuaciones 1 y 2 del texto.

HORA	MEDIDAS		N	ESTIMAS		N
	T_{cal}	T_{enf}		T_{cal}	T_{enf}	
6 - 7	0.36 ± 0.10	-0.30 ± 0.07	5	0.26 ± 0.12	-0.49 ± 0.05	3
7 - 8	0.88 ± 0.20	-0.30 ± 0.04	6	1.02 ± 0.13	-0.51 ± 0.03	9
8 - 9	1.31 ± 0.20	-0.45 ± 0.06	6	1.21 ± 0.08	-0.47 ± 0.01	10
9 - 10	1.82 ± 0.22	-0.45 ± 0.15	3	1.68 ± 0.11	-0.55 ± 0.03	13
10 - 11	2.41 ± 0.12	-0.52 ± 0.12	6-5 ¹	2.07 ± 0.17	-0.49 ± 0.02	10
11 - 12	3.01 ± 0.25	-0.50 ± 0.06	4	2.70 ± 0.18	-0.37 ± 0.05	3

¹ Una de las series de enfriamiento tuvo que interrumpirse debido a dificultades metodológicas.

Tras haber comprobado que los valores de las variables independientes registrados en el campo (ver Material y Métodos) quedaban dentro del rango utilizado para la construcción de los modelos predictivos, se emplearon las ecuaciones 1 y 2 para estimar las tasas de calentamiento y enfriamiento de los individuos observados en el campo. A continuación se exploró la variación horaria, tanto de las estimas obtenidas, como de las medidas originales de las tasas de intercambio de calor (Tabla 3.2). Mientras que ambas tasas de calentamiento (medidas y estimadas) aumentan linealmente a lo largo de la mañana, mostrando en consecuencia diferencias significativas entre intervalos horarios (estimas: $F_{5,42} = 19.82$, $P < 0.001$; medidas: $F_{5,24} = 27.6$, $P < 0.001$), las tasas de enfriamiento exhiben una menor variación (estimas: $F_{5,42} = 2.28$, $P = 0.064$; medidas: $F_{5,23} = 1.6$, $P = 0.2$), atribuible a que las dos variables independientes de la ecuación 2 (T_{c0} y $T_{s_{sb}}$) tienden a aumentar a lo largo de la mañana, ejerciendo sin embargo efectos opuestos sobre la tasa de pérdida de calor (ecuación 2).

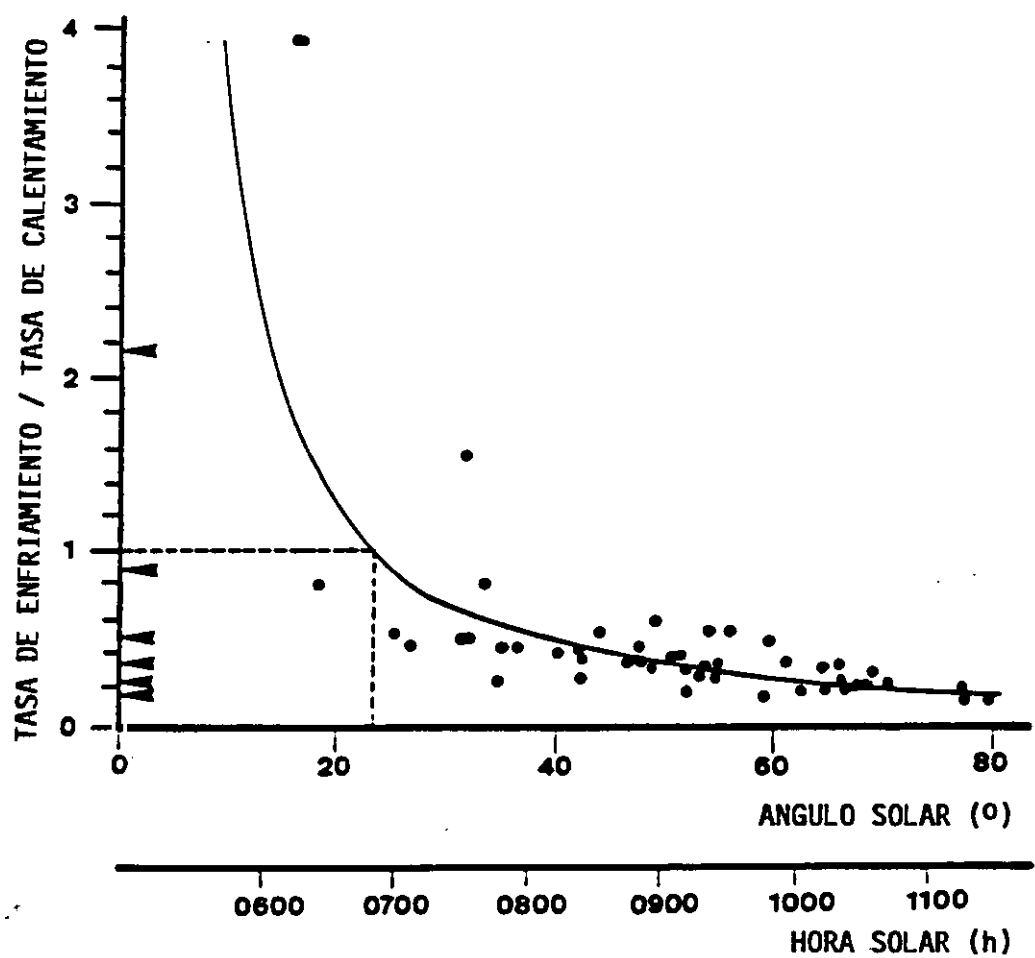


FIGURA 3.5.- Relación potencial negativa entre el cociente tasa de enfriamiento/tasa de calentamiento y el ángulo solar -hora del día. La línea discontinua señala las coordenadas del punto en que se igualan las dos tasas (a las 0650 h) y las flechas en el eje de ordenadas indican, de arriba a abajo, los cocientes predichos a intervalos de una hora entre las 0600 y las 1100 h (línea inferior).

Finalmente se calculó el cociente entre las tasas de calentamiento y enfriamiento estimadas para poder analizar su variación horaria (Fig. 3.5). El empleo de las estimas (y no de las medidas reales) se realizó con el objeto último de interpretar las secuencias de comportamiento observadas en el campo. Por otra parte, las diferencias de altitud entre el área de estudio (720 m s.n.m.) y la estación experimental donde se llevaron a cabo las pruebas de medida (1500 m s.n.m.) podrían dar lugar a diferencias en el régimen térmico para una misma hora del día. El cociente T_{enf}/T_{cal} se ajustó a una función potencial negativa del ángulo solar ($r=-0.812$, $n = 48$, $P < 0.001$), cuya forma coincide con la del decremento matinal de la duración media de los soleamientos (Fig. 3.4B); la correlación entre las medias horarias de duración y el cociente T_{enf}/T_{cal} es casi perfecta ($r=0.993$, $n = 6$, $P < 0.0001$). Por otra parte, el momento en que ambas tasas (de enfriamiento y calentamiento) se igualan ($\alpha = 24^\circ$ y hora = 0650 h) parece desencadenar el cambio de estrategia representado en la Figura 3.4: los animales acortan la duración de los períodos de soleamiento individuales al tiempo que aumentan sustancialmente la frecuencia de los desplazamientos entre sol y sombra; este efecto es máximo entre las 0700 y las 0800 h, con valores esperados para el cociente enfriamiento/calentamiento dentro del rango $\frac{1}{2}$ -1 (Fig. 3.5).

TABLA 3.3.- Correlaciones entre el porcentaje de tiempo invertido en actividades locomotoras por los individuos observados, y los parámetros que describen el comportamiento termorregulador: tiempo de soleamiento (% del tiempo total), duración media de los períodos de soleamiento y tasa de soleamiento.

	r	N	P
TIEMPO DE SOLEAMIENTO	-0.258	48	0.077
DURACION DE LOS SOLEAMIENTOS ¹	-0.537	43	0.000
TASA DE SOLEAMIENTO	0.311	48	0.031

¹ Transformado logarítmicamente.

TABLA 3.4.- Diferencias entre los sexos respecto al porcentaje de tiempo en movimiento (T_{mov}), el tiempo de soleamiento (T_{sol}), la tasa de soleamiento (SOL_t) y la duración media de los períodos de soleamiento (SOL_d): media, error estándar, tamaño muestral y test de la t.

	MACHOS	N	HEMBRAS	N	t	P
T_{mov} (%)	22.5 ± 2.4	35	7.7 ± 2.4	13	3.56	0.001
T_{sol} (%)	49.8 ± 4.6	35	51.4 ± 11.0	13	0.16	0.874
SOL_t ($N_2 \cdot min^{-1}$)	0.41 ± 0.04	35	0.26 ± 0.06	13	1.91	0.063
SOL_d (min)*	1.69 ± 0.36	33	3.29 ± 1.14	10	1.82	0.076

* Transformado logarítmicamente.

A su vez, el comportamiento termorregulador influye hasta cierto punto sobre el tiempo disponible para la locomoción (Tabla 3.3). Aunque el soleamiento y la locomoción se hayan definido como alternativas mutuamente excluyentes (ver Material y Métodos), los tiempos de soleamiento pueden incrementarse con escasa o nula movilidad (larga duración de los períodos de exposición al sol) o, supuesta constante la duración, con movimientos frecuentes entre las manchas de sol y sombra (tasa de soleamiento elevada). Estas dos posibilidades parecen compensarse mutuamente, produciendo así un bajo nivel de asociación entre el tiempo de soleamiento y el tiempo dedicado a la locomoción. Los patrones de comportamiento de machos y hembras (Tabla 3.4) vienen a ilustrar estas interacciones: aunque los machos se mueven más que las hembras, los tiempos de soleamiento son similares en los dos sexos. Cabe por tanto esperar que los machos se expongan al sol con mayor frecuencia pero durante períodos más cortos que las hembras; los resultados obtenidos confirman, aunque con niveles de significación marginales (Tabla 3.4), las tendencias esperadas.

DISCUSION

Los patrones observados de comportamiento termorregulador e incidencia cambiante de los períodos de soleamiento demuestran que la termorregulación en *P. algirus* se lleva a cabo, con notable precisión, a través del comportamiento. Puesto que la proporción de suelo expuesta a la radiación solar aumenta a lo largo de la mañana, la evolución matinal de los tiempos de soleamiento (Fig. 3.4A) no puede interpretarse como mero reflejo de la disponibilidad de sustrato iluminado (Heath 1964, Huey et al. 1977), sino que debe atribuirse a ajustes activos del comportamiento. Tales ajustes son consecuencia de los efectos del ambiente térmico sobre las tasas de transferencia de calor. Las correlaciones entre las estimas de las cargas térmicas externas y las tasas de calentamiento y enfriamiento resultaron tan altas como cabría esperar tratándose de procesos biofísicos, complejos pero en última instancia mecánicos (Tracy 1982, Porter y Tracy 1983), tales como la absorción de radiación solar, la emisión de radiación térmica de onda larga o la conducción y convección de calor entre los animales y su entorno físico. Resulta evidente que estos procesos constituyen la base de las relaciones observadas. Así, el ángulo solar expresa la intensidad de la radiación solar incidente, las bajas temperaturas del aire favorecen la pérdida de calor por conducción y/o convección, la radiación térmica aumenta con la temperatura corporal, y el enfriamiento por conducción crece a medida que lo hace la diferencia entre las temperaturas corporal y del sustrato. Sin embargo, el objeto del presente Capítulo no es tanto explorar los mecanismos biofísicos subyacentes (ver Introducción), cuanto utilizar las relaciones empíricas obtenidas (ecuaciones 1 y 2) para interpretar las interacciones entre el comportamiento, la hora del día y el ambiente térmico.

Por otra parte, hay que hacer notar que la termorregulación no constituye un fin en sí misma, sino una adaptación del comportamiento que facilita la captura y digestión del alimento, los procesos que intervienen en la reproducción y la defensa antipredatoria, afectando directamente a la eficacia fisiológica de los reptiles (Dawson 1975, Huey y Stevenson 1979, Huey 1982). Por tanto, las pautas de soleamiento no deben contemplarse aisladamente de otros procesos comportamentales con importancia ecológica. Así por ejemplo, el que los machos muestren una tendencia marginalmente significativa a exponerse al sol con más frecuencia pero durante períodos más cortos, puede deberse a su actividad incrementada durante la estación reproductiva, con exigencias tales como la búsqueda de pareja, control del área de campeo, etc. (Rose 1981). En este sentido, los machos no sólo se mueven más que las hembras sino que también son observados más frecuentemente (73% de las 48 observaciones vs. 27% para las hembras; $\chi^2_1 = 4.4$, $P < 0.05$).

De modo similar, conviene considerar el grado de compatibilidad entre el soleamiento y otras actividades. En la medida en que *P. algirus* es un forageador activo (Díaz y Carrascal 1990b), debe dedicar algún tiempo a los movimientos de búsqueda de presas (Huey y Pianka 1981), pero una vez capturada una presa de tamaño medio (Díaz y Carrascal 1990b), su manipulación, que es con mucho la parte más larga del proceso (Pough and Andrews 1985, Capítulo 6), puede llevarse a cabo mientras el animal se dedica al soleamiento. En diversas ocasiones, animales en pauta de soleamiento se dedicaron a manipular (con las fauces), durante más de 3 min, presas recién capturadas; de modo similar, se han observado desplazamientos entre sol y sombra sin interrupción del proceso de manejo. Estas observaciones sugieren que los comportamientos de

termorregulación y obtención de alimento apenas interfieren entre sí en *P. algirus* (ver no obstante Hillman 1969).

Por lo que concierne al riesgo de depredación (Huey y Slatkin 1976, Christian y Tracy 1981), tanto la tasa de soleamiento como la duración media de los soleamientos individuales pueden presentar relaciones complejas. Los desplazamientos frecuentes entre sol y sombra implican movimientos que pueden revelar la presencia de las lagartijas a sus propios depredadores, mientras que la estancia ininterrumpida a pleno sol resulta menos arriesgada sólo si las manchas de sol se encuentran en lugar seguro, o si no son tan escasas como para determinar una microdistribución demasiado predecible (Huey 1982). Por otra parte, la termorregulación debería facilitar la huida (Bennett 1980). Los soleamientos de mayor duración fueron observados al comienzo de la mañana, es decir, siendo mínima la disponibilidad de suelo al sol; esto implica una relativa facilidad de localización por parte de los depredadores, contrarrestada en parte por la selección de las orientaciones en torno a las manchas de vegetación, que permiten a las lagartijas exponerse al sol a corta distancia de la seguridad de los matorrales (Capítulo 4). En cualquier caso, el hecho de que algunos animales se expusieran al sol durante largo tiempo en vez de retrasar su salida de la hura, sugiere que los períodos prolongados de soleamiento podrían resultar necesarios por algún motivo fisiológico no estrictamente termorregulador, favoreciendo así los soleamientos de larga duración precisamente cuando el riesgo de sobrecalentamiento es mínimo.

Dentro de este contexto de complejas interacciones, la consideración de los resultados expuestos en la Figura 3.4 conduce a la conclusión de que existen límites operativos para la flexibilidad del comportamiento termorregulador (Cowles y Bogert 1944, McFarland 1976, Porter y Tracy

1983, Grant y Dunham 1988, Carrascal y Díaz 1989) antes y después del período de muestreo (comienzo de la actividad y mediodía). La evolución del cociente esperado entre las tasas de enfriamiento y calentamiento (Fig. 3.5) permite deducir el modo en que operan tales restricciones. Curiosamente, la prolongada duración (y consecuente baja tasa) de los primeros soleamientos matinales parece responder no tanto a la conveniencia de ganar temperatura como a las desventajas de un posible enfriamiento, ya que la tasa esperada de intercambio de calor es mayor a la sombra (enfriamiento) que a pleno sol (calentamiento). Alternativamente, al mediodía tanto la baja tasa como la escasa duración de los soleamientos parecen destinados a evitar el sobrecalentamiento más que a favorecer la pérdida de calor. Es dentro de estos límites donde la eficacia y flexibilidad de la termorregulación comportamental resultan máximos. En este sentido, la frecuencia de los desplazamientos entre sol y sombra, como medida directa de termorregulación por helioteria (Heath 1965, Grenot 1967, Spellerberg 1972), se asocia estrechamente en su variación temporal con el patrón global de actividad de la especie en los meses de verano. En Junio y Julio, la actividad es máxima entre las 0700 y las 1000 h, con valores mucho más bajos antes y después de estos umbrales (Carrascal y Díaz 1989), de manera que las restricciones térmicas parecen condicionar la actividad de las lagartijas (Grant y Dunham 1988, Beuchat 1989) incluso antes de determinar el comportamiento termorregulador de los individuos activos. Por otra parte, el momento en que las tasas esperadas de enfriamiento y calentamiento se igualan, debería coincidir con un uso al azar de las manchas al sol y a la sombra (Grant y Dunham 1988, Carrascal y Díaz 1989), sólo bajo los supuestos de que las temperaturas corporales se encuentren dentro del rango preferido (Huey y

Stevenson 1979), y de que los animales cambien frecuentemente de posición desplazándose por el mosaico de manchas sol-sombra. Si bien el primer supuesto, aunque razonable, queda sin corroborar, el segundo - períodos de exposición al sol cortos y frecuentes - constituye tal vez el resultado más claro de este estudio. Una consecuencia de potencial interés que se deriva de este razonamiento es que el movimiento al azar de un reptil heliótermo respecto a las posiciones de sol y sombra no tiene porqué implicar de modo necesario ausencia de termorregulación (ver no obstante Huey *et al.* 1977), puesto que el movimiento puede todavía resultar necesario para mantener las temperaturas corporales dentro del rango óptimo. Por tanto, cabría atribuir la relación inversa entre complejidad del comportamiento y latitud apuntada por Avery (1976 y 1979) para los lacértidos europeos, a que la termorregulación por helioterma podría no sólo favorecer la diversificación del comportamiento (en el sentido de dejar más tiempo disponible para otras actividades), sino también verse mejorada por pautas de comportamiento más dinámicas.

CONCLUSIONES

1.- Se ha estudiado el comportamiento termorregulador de *P. algerus* (Reptilia, Lacertidae) en el mosaico de manchas sol-sombra de un encinar mediterráneo. Se utilizaron 48 secuencias comportamentales, asociadas a registros del ambiente térmico, para obtener datos acerca del porcentaje de tiempo invertido en solearse, la duración media de los períodos de exposición al sol y la tasa de soleamiento.

2.- El porcentaje de tiempo dedicado al soleamiento disminuye linealmente desde el comienzo de la actividad hasta el mediodía. La

duración media de los soleamientos disminuye bruscamente a partir de las 0700 h para luego estabilizarse, mientras que la tasa de soleamiento, que es mínima antes de las 0700 h, se hace máxima entre las 0700 h y las 0800 h para luego disminuir progresivamente hasta el mediodía.

3.- Para explicar el modelo de comportamiento observado se determinaron los efectos del ambiente térmico (temperaturas del aire y del suelo y ángulo solar) sobre las tasas de calentamiento y enfriamiento de animales cautivos. Las ecuaciones de regresión resultantes se utilizaron para predecir las tasas de transferencia de calor de los animales observados en el campo.

4.- La coincidencia de las tasas predichas de enfriamiento y calentamiento parece desencadenar el cambio de conducta observado hacia una mayor frecuencia de períodos de soleamiento más cortos. Bajo estas circunstancias, el movimiento al azar de un reptil heliótermo respecto de los parches sol-sombra de su entorno, puede ser contemplado como una estrategia de termorregulación.

Capítulo 4

**TERMORREGULACION Y USO DEL HABITAT:
SELECCION DE ORIENTACIONES EN TORNO
A LAS MANCHAS DE VEGETACION**

TERMORREGULACION Y USO DEL HABITAT: SELECCION DE ORIENTACIONES EN TORNO A LAS MANCHAS DE VEGETACION

INTRODUCCION

La termorregulación comportamental efectuada por los saurios supone cambios temporales en los patrones de microdistribución porque las temperaturas operativas disponibles varían espacialmente a lo largo del tiempo (Magnuson *et al.* 1979, Roughgarden *et al.* 1981, Tracy y Christian 1986). Puesto que dicha variación se produce normalmente a escala de microhábitat, los animales muestran con frecuencia un uso selectivo diferencial de sus áreas de campeo, dependiente de las condiciones térmicas (Christian *et al.* 1983, Porter y Tracy 1983, Waldschmidt y Tracy 1983, Grant y Dunham 1988, Adolph 1990). Como ejemplo del efecto ejercido por el ambiente térmico sobre los patrones de uso del espacio, las especies terrestres que practican la heliotermia deben exponerse al sol para calentarse cuando sus temperaturas corporales son bajas (Cowles y Bogert 1944). En hábitats con estructura tridimensional compleja, a estas especies podría convenirles seleccionar las orientaciones adecuadas a lo largo del perímetro de los elementos (*e.g.* afloramientos rocosos o manchas de vegetación) que suministran sombra y refugio. Así, durante las horas extremas del día, las temperaturas son bajas y las sombras se alargan, de modo que la selección de determinadas orientaciones (esto es, sectores de matorral en el caso de *P. algirus*) podría facilitar la adquisición de temperaturas óptimas y de elevados niveles de eficacia (Bennett 1980), minimizando al mismo tiempo los riesgos asociados (Huey y Slatkin 1976, Huey 1982). Esta sencilla estrategia comportamental podría, por tanto,

encontrarse muy extendida entre las especies heliótermas propias de ambientes térmicamente parcheados (mosaico de manchas sol-sombra).

En este Capítulo se examinan las orientaciones (sectores del perímetro de los arbustos) utilizadas por una población de *P. algirus*, especie cuya termorregulación comportamental se basa en el control de la exposición al sol (Carrascal y Díaz 1989, Capítulo 3). Se estudia la distribución primaveral de las lagartijas en torno al perímetro de los arbustos en distintos periodos horarios (mañana, mediodía y tarde) y se trata de responder a las siguientes cuestiones: 1) ¿Hasta qué punto es selectiva la distribución de *P. algirus* en torno a las manchas de vegetación?; 2) La distribución observada, ¿varía a lo largo del día?; si se cumplen los supuestos 1 y 2, 3) ¿A qué factores ambientales responden los patrones de uso del espacio?; y, 4) considerando que la utilización de las orientaciones apropiadas debería resultar adaptativa para los animales, ¿ejerce algún efecto la selección de orientaciones sobre algún componente de la eficacia biológica, como por ejemplo la supervivencia diferencial de los individuos?.

MATERIAL Y METODOS

El trabajo de campo se llevó a cabo en el Soto de Viñuelas (ver Capítulo 3 para una descripción detallada del área de estudio), cuyo estrato arbustivo, formado principalmente por el matorral de *Quercus rotundifolia*, se estructura en manchas discretas con una cobertura media de ca. 2/3 de la superficie total. Los contornos bien definidos del matorral de encinas facilitan la medición de distancias al borde de la vegetación y la asignación de las observaciones de lagartijas a sectores de orientación en torno al perímetro de los arbustos (ver más abajo); de hecho, todas las

observaciones tuvieron lugar siempre en el interior o a escasa distancia (menos de 3 m) de las manchas de matorral.

Los muestreos se efectuaron durante 8 días en Mayo-Junio de 1988 y durante 26 días en Abril-Junio de 1989. Los datos se obtenían entre las 0600 y las 1800 h (hora solar), cubriendo así todo el período diario de actividad de la especie. Durante la época de estudio, los altos niveles de actividad asociados al estado reproductor de los adultos se ven además favorecidos por condiciones ambientales aún no excesivamente calurosas (Carrascal y Díaz 1989).

Cuando se producía el primer avistamiento de un individuo cualquiera, se registraban los siguientes datos:

- Hora del día, clasificándose las observaciones como correspondientes a la mañana (0600-1000 h), mediodía (1000-1400 h) o tarde (1600-1800 h).

- Temperatura del aire (± 0.1 °C) 15 cm por encima del lugar ocupado por el animal, medida con un termómetro electrónico digital cuyo sensor se situaba siempre a la sombra.

- Estado de exposición al sol: clasificado como pleno sol, sol-sombra (sol filtrado por la vegetación), sombra o nublado (aunque todos los muestreos se efectuaron en días predominantemente soleados, hubo también algunos intervalos nublados, especialmente por la tarde).

- Distancia (± 5 cm) a la mancha de matorral más próxima, tanto negativa (animales dentro del matorral) como positiva (animales en terreno despejado).

- Orientación respecto al centro de la mancha de vegetación: clasificada como N, NE, E, SE, S, SO, O o NO, utilizando una brújula de bolsillo. Se excluyeron las observaciones de lagartijas demasiado próximas

al centro del matorral como para poder ser clasificadas en alguno de los sectores de orientación indicados (15 de 367 observaciones).

Además, se capturaron 119 ejemplares a diferentes horas del día y se determinó su temperatura corporal (± 0.1 °C) inmediatamente después de la captura con un termómetro cloacal de lectura rápida.

La mayoría de las observaciones realizadas en 1989 fueron de individuos marcados (mediante amputación de falanges y con manchas de pintura en el dorso), y se efectuaron en la parcela de 0.8 ha utilizada para el estudio de las áreas de campeo, patrones de espaciamento y aspectos relacionados con la reproducción (Capítulo 5). Para aquellos individuos con al menos cuatro avistamientos, se calculó el porcentaje de observaciones en orientaciones situadas en la dirección del sol (E, SE y S por la mañana; SE, S y SO al mediodía; y S, SO y O por la tarde). En la primavera de 1990, se capturaron de nuevo todos los adultos encontrados en la parcela, de modo que pudieran clasificarse los residentes de 1989 como reavistados en 1990 (N = 11) o como desaparecidos en 1990 (N = 21). Aunque es evidente que al menos algunos de los animales desaparecidos podrían ser subordinados que se hubieran visto forzados a emigrar (en cuyo caso cabría también esperar que se hubieran visto relegados a ocupar situaciones marginales en 1989), los movimientos dispersivos de los lacértidos afectan sobre todo a las edades más tempranas (juveniles; Bauwens y Thoen 1981a; ver además la discusión del Capítulo 5); en cualquier caso, esta ambigüedad tendería a producir una infravaloración de la supervivencia que haría aumentar la probabilidad de cometer errores estadísticos de tipo II. De este modo, los censos de 1990 permiten una aproximación conservadora al potencial efecto de la selección de orientaciones sobre la fitness de *P. algirus*.

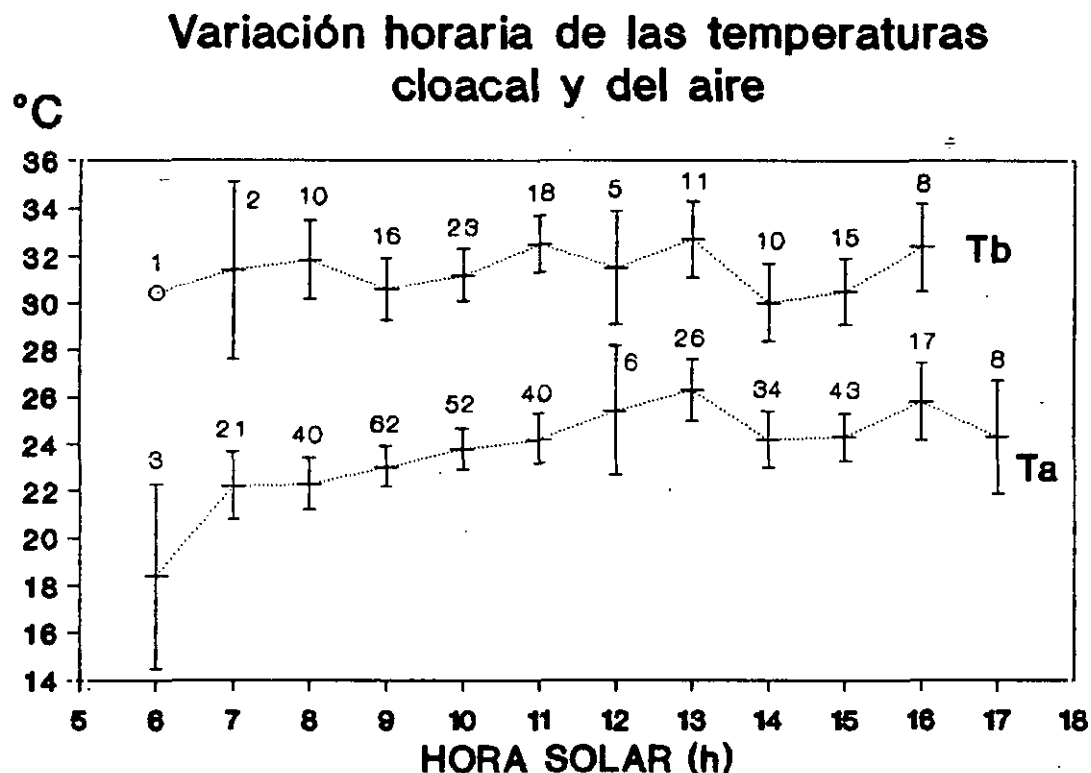


FIGURA 4.1.- Variación a lo largo del día de las temperaturas corporales (Tb) y del aire (Ta). Para cada Intervalo horario se representan la media, el intervalo de confianza al 95 % y el tamaño de muestra.

RESULTADOS

Las temperaturas corporales registradas muestran una notable constancia a lo largo del período diario de actividad (ANOVA con los datos de la Fig. 4.1, agrupando las dos primeras horas: $F_{9,109} = 1.46$, $P > 0.15$); todas las medias correspondientes a intervalos de una hora comprendidos entre las 0600 y las 1700 h caen dentro del rango 30-33 °C. Las temperaturas del aire en las inmediaciones de los lugares ocupados por *P. algirus* exhiben una variación mucho mayor (ANOVA con los datos de la Fig. 4.1: $F_{11,340} = 4.17$, $P < 0.001$), aumentando poco después de la salida del sol para luego estabilizarse a partir de aproximadamente las 1100 h.

Por otra parte, las temperaturas corporales resultan sustancialmente más elevadas que las del aire (ver intervalos de confianza en la Fig. 4.1), mostrando que las lagartijas deben recurrir a la radiación solar para elevar su temperatura hasta el rango de valores óptimos para el desarrollo de sus actividades y procesos fisiológicos. En consecuencia, no es de extrañar que, a pesar de producirse cambios en el estado de exposición al sol a lo largo del día (Tabla 4.1: $\chi^2_4 = 17.8$, $P < 0.002$), observándose por la mañana las mayores frecuencias de soleamiento, los animales seleccionen positivamente las áreas expuestas al sol en los tres períodos considerados (frecuencia de exposición al sol superior en todo caso a la disponibilidad de suelo despejado, aproximadamente igual a 1/3 de la superficie total).

TABLA 4.1.- Porcentaje de animales en distintos estados de exposición al sol (a pleno sol (SOL), en situaciones de sol filtrado por la vegetación (SSB) o a la sombra (SB)) por la mañana, al mediodía y por la tarde. N = tamaño muestral para cada período horario; se han excluido las observaciones efectuadas bajo condiciones de cielo cubierto (2, 10 y 20 por la mañana, al mediodía y por la tarde respectivamente).

PERIODO	intervalo horario	% SOL	% SSB	% SB	N
MAÑANA	0600-1000 h	61.3	25.8	12.9	124
MEDIODIA	1000-1400 h	49.1	29.8	21.1	114
TARDE	1400-1800 h	41.5	22.0	36.6	82

Sólo 21 de 367 observaciones (el 5.7%) correspondieron a animales inicialmente avistados sobre el follaje, y de éstos únicamente 4 (1.1%) habían trepado a alturas superiores a 0.5 m. Los hábitos básicamente terrestres de *P. algrus* hacen por tanto aconsejable seleccionar las

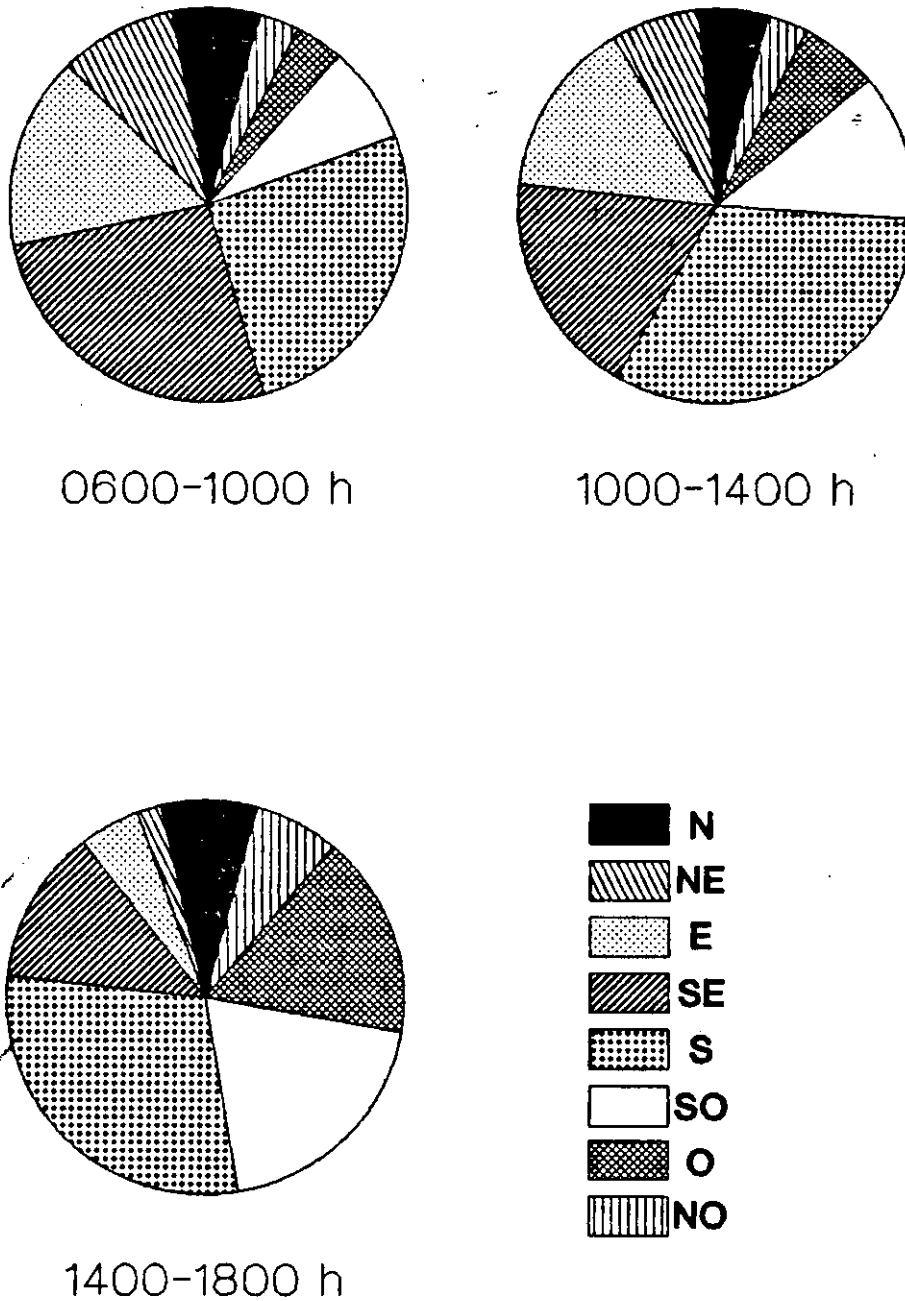


FIGURA 4.2.- Distribución de frecuencias de las observaciones de *P. algirus* en sectores angulares alrededor del matorral en cada período horario (mañana, mediodía y tarde): orientación respecto al centro de la mancha de vegetación, clasificada como N, NE, E, SE, S, SO, O o NO, utilizando una brújula de bolsillo.

orientaciones que permitan practicar la heliotermia a escasa distancia de la seguridad del matorral; esto es debido a que la proporción de superficie soleada disminuye con la altura del arbusto en los sectores angulares no orientados hacia el sol. Si *P. algirus* se distribuyera en torno al perímetro de los arbustos atendiendo a las oportunidades de exponerse al sol, cabría por tanto esperar patrones bien definidos de variación temporal en la selección de orientaciones.

La distribución de los animales observados en torno al perímetro de las manchas de vegetación (Fig. 4.2) difiere significativamente en los tres períodos considerados ($\chi^2_{14} = 37.9$, $P < 0.001$). Los sectores orientados al sur son los preferentemente utilizados a lo largo de todo el día, mientras que al menos algunas de las orientaciones con componente norte son sistemáticamente rechazadas. La utilización de los sectores orientados al este y al sureste disminuye a medida que transcurre el día, en tanto que aumenta el uso de los sectores orientados al suroeste y al oeste. En los tres períodos considerados (Fig. 4.2), la distribución observada difiere significativamente de la que cabría esperar por azar (12.5% de las lagartijas en cada sector angular de los arbustos; $\chi^2_7 = 60.9$, $\chi^2_7 = 62.3$ y $\chi^2_7 = 47.0$ por la mañana, al mediodía y por la tarde respectivamente; $P < 0.001$ en todos los casos). El nivel de significación de las diferencias en la utilización de sectores particulares (selección positiva o negativa de determinadas orientaciones), se analizó mediante tablas de contingencia en las que se comparaba la frecuencia de uso observada en el campo con los niveles esperados por azar (12.5% de las observaciones en un sector dado vs 87.5% en los restantes sectores angulares). Por la mañana, se seleccionan positivamente las orientaciones SE y S (χ^2_1 con corrección de continuidad de Yates = 6.72, $P < 0.01$) y se rechazan las orientaciones O

($\chi^2_1 = 4.99$, $P < 0.05$) y NO ($\chi^2_1 = 6.35$, $P < 0.05$); al mediodía, se selecciona el S ($\chi^2_1 = 12.82$, $P < 0.001$) y se rechaza el NO ($\chi^2_1 = 6.14$, $P < 0.05$); por la tarde, se selecciona el S ($\chi^2_1 = 7.81$, $P < 0.01$) y se rechaza el NE ($\chi^2_1 = 6.95$, $P < 0.01$).

TABLA 4.2.- Distancia (en cm) a la mancha de vegetación más próxima (media ± 1 ES), según períodos horarios y estados de exposición al sol (EES: abreviaturas como en la Tabla 4.1).

PERIODO	media ± 1 SE	N
0600-1000 h	14.5 \pm 4.4	126
1000-1400 h	3.9 \pm 5.7	124
1400-1800 h	1.7 \pm 4.1	102
EES	media ± 1 SE	N
SOL	25.7 \pm 4.2	166
SSB	-5.2 \pm 4.9	84
SB	-11.0 \pm 5.5	70

La distancia al matorral más próximo es mayor para los animales a pleno sol que para las otras dos categorías (sol-sombra y a la sombra) de exposición al sol (Tabla 4.2, test de Kruskal-Wallis: $H = 40.0$, $P < 0.001$), ya que la probabilidad de que un punto cualquiera quede ensombrecido por la vegetación disminuye con la distancia al matorral. Puesto que la frecuencia de exposición al sol es mayor por la mañana (Tabla 4.1), no es de extrañar que la distancia observada para los puntos de primer avistamiento varíe con el período horario, siendo máxima por la mañana (Tabla 4.2: $H = 7.2$, $P = 0.027$). Sin embargo, es precisamente por la mañana cuando la selección de orientaciones desempeña más claramente un efecto compensador respecto a la distancia recorrida desde el borde del

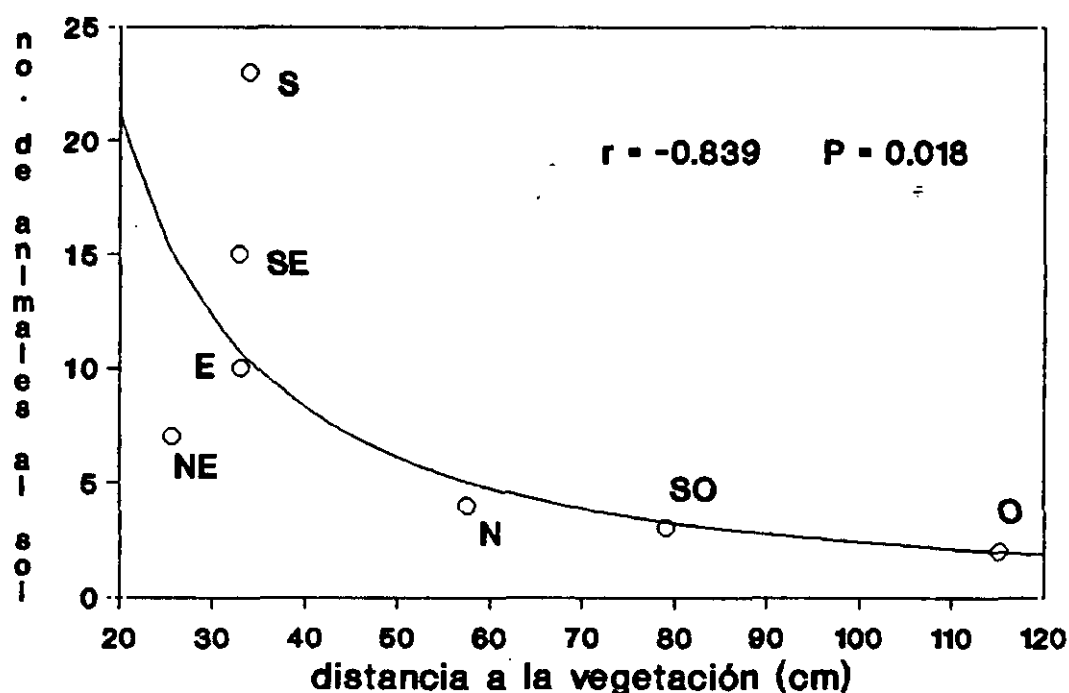


FIGURA 4.3.- Relación entre la distribución observada entre las 0600 y las 1000 h en torno a las manchas de vegetación (número de animales expuestos al sol en cada sector de orientación) y la distancia media al borde de la mancha de matorral más próxima.

matorral por las lagartijas expuestas al sol (Fig. 4.3). Así, se ha encontrado una relación potencial (log-log) negativa entre el número de animales expuestos al sol en cada sector de orientación y la media de las distancias positivas al borde de la vegetación: $r = -0.839$, $N = 7$ por no disponerse de datos para el NO (un solo animal al sol en el interior de la vegetación), $P = 0.018$. El mismo análisis efectuado a mediodía y por la tarde no arrojó resultados significativos ($P > 0.15$ en ambos casos).

La temperatura del aire en las inmediaciones de los sitios ocupados por *P. algirus* (Tabla 4.3) difiere significativamente entre las distintas orientaciones por la mañana ($F_{7,118} = 2.14$, $P < 0.05$), pero no a partir de las 1000 h ($P > 0.1$ tanto al mediodía como por la tarde). Por la mañana,

TABLA 4.3.- Frecuencia de soleamiento (F_s : número de lagartijas a pleno sol dividido por el número total de animales, excluyendo las observaciones efectuadas bajo condiciones de cielo cubierto), temperatura media del aire en los lugares ocupados por *P. aglirus* (T_a), y hora media de las observaciones (HMO) para cada sector de orientación en cada período horario.

sector	0600-1000 h			1000-1400 h			1400-1800 h		
	F_s	T_a	HMO	F_s	T_a	HMO	F_s	T_a	HMO
N	50	23.4	0913	43	25.6	1102	33	25.0	1620
NE	75	24.1	0846	56	23.4	1131	100	28.9	1617
E	79	22.1	0835	61	26.1	1101	0	24.2	1522
SE	52	22.6	0852	50	23.6	1119	18	23.2	1515
S	76	21.3	0837	49	24.4	1143	20	24.7	1529
SO	30	23.0	0921	40	24.3	1146	67	23.6	1536
O	40	23.5	0922	38	26.9	1204	69	25.7	1521
NO	25	26.8	0849	50	22.0	1226	57	24.3	1525

existe una asociación positiva entre la frecuencia de uso de los distintos sectores (Fig. 4.2) y el porcentaje de animales a pleno sol (frecuencia de soleamiento) en cada uno de ellos (Tabla 4.3: r_s de Spearman = 0.79, $n = 8$, $P < 0.05$). Por tanto, las orientaciones predominantemente utilizadas acogen a mayor número de individuos termorregulando activamente por exposición a la radiación solar (ver Capítulo 3). Se ha encontrado también una asociación negativa entre las temperaturas medias del aire y la selección de orientaciones ($r_s = -0.81$, $n = 8$, $P < 0.05$). Es decir, el número de animales (y la frecuencia de soleamiento) aumentan a medida que disminuye la temperatura del entorno. A su vez, esta última asociación refleja probablemente el hecho de que los animales observados en los sectores predominantemente utilizados (E, SE, y S) eran avistados más tempranamente, en promedio ($\bar{x} = 0842$ h, $n = 86$), que los avistados en los

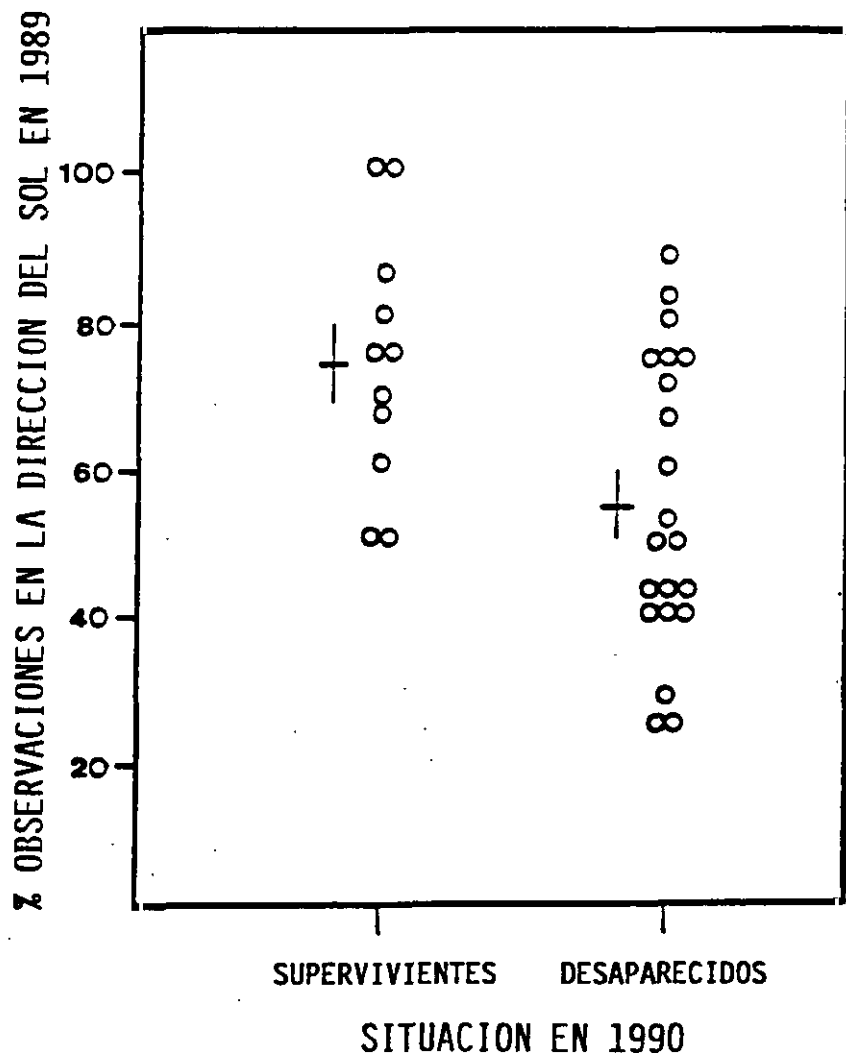


FIGURA 4.4.- Porcentaje de observaciones en orientaciones situadas en la dirección del sol (E, SE y S por la mañana; SE, S y SO al mediodía; y S, SO y O por la tarde) para los residentes de 1989 con al menos cuatro avistamientos reavistados ($N = 11$) o desaparecidos ($N = 21$) en 1990. Se representan también la media y el error estándar.

restantes sectores con frecuencias de uso más bajas ($\bar{x} = 0906$ h, $n = 40$; test de Mann-Whitney: $Z = 2.39$, $P < 0.02$). Ninguna de estas asociaciones se mantiene al mediodía o por la tarde, con temperaturas más homogéneas en torno al perímetro de los arbustos.

Finalmente, hay que resaltar que los individuos residentes durante 1989 en la parcela de marcaje que fueron reavistados al comienzo de la primavera de 1990 (Fig. 4.4), hicieron uso de los sectores orientados en la dirección del sol (E, SE y S por la mañana; SE, S y SO al mediodía; y S, SO y O por la tarde) con mayor frecuencia ($\bar{x} = 74\%$ de las observaciones,

n = 11) que los desaparecidos al comienzo de la siguiente estación de actividad (\bar{x} = 55 % de las observaciones, n = 21; test de Mann-Whitney: Z = 2.29, P = 0.02).

DISCUSION

Las lagartijas observadas a lo largo de este estudio muestran una distribución selectiva alrededor de las manchas de vegetación (esto es, distinta de la que cabría esperar por azar) que varía de modo predecible a medida que transcurre el período diario de actividad (Fig. 4.2). La termorregulación comportamental parece constituir el mecanismo último responsable de esta selección de sectores angulares en torno al matorral. Crawford *et al.* (1983) encuentran que las temperaturas que alcanzan por la mañana las tortugas dulceacuícolas que estudian son unos 14 °C superiores en la ribera SW del estanque, expuesta al sol, que en la ribera NE, situada a la sombra del arbolado ribereño. En nuestro caso, la absorción directa de radiación solar desempeña también un papel decisivo (Carrascal y Díaz 1989): la diferencia entre las temperaturas corporal y del aire resulta máxima poco después de la salida del sol (Fig. 4.1), y esto a pesar de que es precisamente por la mañana cuando predominan más acusadamente las observaciones de animales (y por tanto las determinaciones de Ta) en localizaciones a pleno sol (Tabla 4.1).

Las áreas de suelo expuestas al sol, sin embargo, se encuentran disponibles en el área de estudio a lo largo de todo el perímetro de los arbustos, en contraste con la limitada disponibilidad de zonas soleadas descrita por Auth (1975), Crawford *et al.* (1983) y Schwarzkopf y Brooks (1985), en trabajos sobre heliotermia en emíidos norteamericanos que muestran un uso selectivo de las orillas en base a la disponibilidad de zonas soleadas. En nuestro caso la principal diferencia entre sectores

angulares viene determinada no tanto por la presencia/ausencia de parches de suelo al sol, como por la accesibilidad de dichos parches, es decir, por la distinta longitud de las sombras proyectadas por los arbustos en las diversas orientaciones. De hecho, las lagartijas seleccionan las orientaciones que permiten minimizar la distancia entre el borde de la vegetación arbustiva y el parche soleado más próximo; aunque la correlación entre número de animales al sol y distancia al matorral es significativa únicamente por la mañana (Fig. 4.3), la selección de orientaciones reflejada en la Figura 4.2 rastrea claramente la intensidad del efecto sombra en todos los períodos horarios. Por otra parte, y aunque los datos disponibles no reflejen diferencias en los valores de T_c (probablemente por hacer referencia a animales ya calentados), es precisamente por la mañana cuando cabe esperar que las temperaturas corporales sean más bajas (Capítulo 3) y la capacidad de escape más limitada. En cualquier caso, resulta claro que las especies heliótermas deben exponerse a la radiación solar cuando su temperatura corporal es baja, con el objeto de calentarse hasta alcanzar niveles óptimos de actuación (Bennett 1980, Avery 1984, Planka 1986, Carrascal y Díaz 1989). En estas circunstancias - es decir, con temperaturas corporales subóptimas -, la velocidad y resistencia locomotoras se encuentran disminuidas (Bennett 1980, Waldschmidt y Tracy 1983, Huey y Bennett 1987, Van Damme *et al.* 1989) y la vulnerabilidad a la predación resulta incrementada (Christian y Tracy 1981). Como ya se ha comentado en otro lugar (Capítulo 3), el área de estudio alberga numerosas especies de potenciales depredadores para *P. algirus*, en especial *Malpolon monspessulanus*, que se alimenta frecuentemente de lagartijas (Valverde 1967), *Buteo buteo* y *Lanius senator*, fueron observados comúnmente

durante los muestreos. En consecuencia, resulta razonable suponer que permanecer cerca de los arbustos debe constituir una importante estrategia antipredatoria en el caso de *P. algirus*. Una ventaja adicional puede ser también reducir la probabilidad de que se produzcan desplazamientos por competidores de la misma especie; la mayor parte de las agresiones intraespecíficas observadas se produjeron en las áreas despejadas entre manchas contiguas de vegetación.

En síntesis, la distribución intrahábitat de *P. algirus* refleja la importancia que tiene la exposición al sol para la termoregulación efectuada por la especie durante la primavera. Los resultados más claros se obtienen por la mañana, cuando las sombras son alargadas y las temperaturas ambientales bajas (Fig. 4.1), incrementando así las dificultades con que se encuentran las lagartijas en el momento crítico del comienzo de la actividad diaria (Planka 1986). De hecho, los animales seleccionan las orientaciones en que exponerse al sol resulta no sólo menos arriesgado (debido a la situación del sol y distribución asociada de la longitud de las sombras; Fig. 4.3), sino también más conveniente, puesto que las temperaturas son más bajas en los sectores del matorral más utilizados, en los cuales es también mayor el porcentaje de animales en heliotermia. El descenso relativo de las temperaturas puede a su vez atribuirse a la hora de observación, en promedio más temprana, de los animales avistados en los sectores de los arbustos situados en la dirección del sol.

Aunque es probable que la minimización del riesgo de depredación alcance su mayor efecto en las primeras horas del día, los mismos argumentos pueden generalizarse a las distribuciones observadas al mediodía y por la tarde. A lo largo de todo el período diario de actividad,

los microhábitas óptimos para la termorregulación deberían ofrecer situaciones térmicamente contrastadas (al sol, a la sombra e intermedias) fácilmente accesibles (Adolph 1990), de modo que la termorregulación pudiera llevarse a cabo con poco riesgo (Huey and Slatkin 1976, Huey 1982). Tales requisitos los reúnen los sectores angulares del matorral orientados en la dirección del sol en cada período horario, que son de hecho los sectores positivamente seleccionados por *P. algirus*. Esta situación facilitaría el desarrollo de pautas comportamentales (Capítulo 3) que permitirían mantener condiciones casi "homeotérmicas" en el rango óptimo de temperaturas, (Christian *et al.* 1983) con lo que aumentarían la velocidad de carrera y la resistencia (Bennett 1980) durante las actividades de búsqueda de alimento (Avery *et al.* 1982), cortejo, huida o control del área de campeo. Las diferencias observadas entre los dos grupos de individuos marcados de la Fig. 4.4 apuntan en esta dirección. Así, los animales reavistados en 1990 se distribuyen de modo más selectivo en torno a los arbustos que sus conespecíficos desaparecidos. Esto sugiere que la selección de orientaciones, condicionada en forma compleja por la situación del sol cambiante a lo largo del día y por las temperaturas ambientales disponibles, influye sobre la eficacia biológica de *P. algirus* a través de procesos relacionados con la termorregulación.

CONCLUSIONES

1.- Se ha estudiado la distribución de *P. algirus* en torno al perímetro de las manchas de vegetación de un encinar. Las observaciones se clasificaron de acuerdo con la orientación angular de los sectores de los arbustos utilizados por las lagartijas (N, NE, E, SE, S, SO, O o NO).

2.- La distribución en torno al matorral resultó ser fuertemente selectiva y variar con el período horario, de modo que los sectores positivamente seleccionados son siempre los situados en la dirección del sol.

3.- La selección de orientaciones entre las 0600 y las 1000 h se relaciona inversamente con la distancia al borde de la vegetación. Además, los sectores más utilizados por la mañana se caracterizan por presentar temperaturas medias más bajas, horas de avistamiento más tempranas y porcentajes más altos de individuos expuestos al sol.

4.- La distribución observada parece responder a la selección de orientaciones que permitan practicar la helioterapia a corta distancia de la seguridad del matorral, minimizando así el riesgo de depredación y favoreciendo el mantenimiento sostenido de temperaturas óptimas.

5.- A juzgar por la distribución más selectiva de los animales que sobrevivieron toda una estación completa, en comparación con los muertos o emigrados, la selección de orientaciones influye, a través de procesos relacionados con la termorregulación, sobre la eficacia biológica de *P. algirus*.

Capítulo 5

ASPECTOS RELACIONADOS CON LA
REPRODUCCION: PATRONES DE ESPACIAMIENTO
Y ACTIVIDAD. RELACIONES CON LA SUPERVIVENCIA

ASPECTOS RELACIONADOS CON LA REPRODUCCION: PATRONES DE ESPACIAMIENTO Y ACTIVIDAD. RELACIONES CON LA SUPERVIVENCIA.

INTRODUCCION

Los saurios constituyen organismos idóneos para estudios de seguimiento individual porque pueden ser fácilmente capturados y marcados con sistemas que hacen posible una rápida identificación individual, alcanzan densidades de población elevadas y presentan una capacidad de dispersión restringida (Fox 1978). Por este motivo, han sido utilizados en estudios ya clásicos sobre demografía (e.g. Tinkle 1967a,b, Turner *et al.* 1970), territorialidad, sistemas de apareamiento y selección sexual (revisiones en Stamps 1977a y 1983b). Sin embargo, no todas las familias han sido objeto de la misma atención por parte de los investigadores. Así, mientras que existe una abundante bibliografía sobre el comportamiento social de Iguánidos y agámidos, cuyos machos son en general territoriales y polígamos (Harris 1964, Stamps 1977a y 1983b, Ruby 1984, M'Closkey *et al.* 1987a,b y 1990a), es poco lo que se sabe en el caso de los lacértidos. Stamps (1977a) argumenta que la estrategia de caza basada en el rastreo, el tamaño relativamente grande de las áreas de campeo y la impenetrabilidad visual de los hábitats ocupados por la mayoría de las especies, dificultan la manifestación de fenómenos de territorialidad en sentido estricto. De hecho, los casos en que se han encontrado indicios de defensa activa del área de campeo corresponden a especies saxícolas, con densidades de población elevadas, y/o en medios caracterizados por presentar buena visibilidad (e.g. *Podarcis muralis*, Boag 1973, o *Lacerta monticola*, Pérez-Mellado *et al.* 1988).

Sin embargo, la ausencia de territorialidad no excluye el mantenimiento de diferencias interindividuales en el éxito reproductivo de los machos. Así, aunque no tenga lugar defensa del área de campeo, unos pocos machos pueden ostentar la exclusiva del continuo seguimiento de las hembras receptivas (Carpenter 1977). Otra posibilidad (Stamps 1983b) es aumentar el área de campeo para tratar de abarcar el mayor número posible de hembras (Barbault 1984, Fitch y Von Achen 1977); aunque los beneficios de tal expansión quedarían limitados por la ausencia de territorialidad, también disminuirían los costes asociados a la defensa del territorio (Stamps 1983b). En cualquier caso, podría mantenerse la competencia entre los machos por el acceso a las hembras, de forma que ciertos rasgos morfológicos y/o del comportamiento podrían atribuirse a la selección sexual (Emlen y Oring 1977).

En este sentido, los machos de varias especies de lacértidos, entre ellas *P. algirus* (Mellado y Martínez 1974), presentan una coloración característica en la garganta y en los lados de la cabeza durante la época en que la actividad sexual y el desarrollo de las gónadas son máximos. Varias especies de agámidos (e.g. *Agama agama*, Harris 1964, Madsen y Loman 1987) y por lo menos una de iguánidos (*Urosaurus ornatus*, Zucker 1989) exhiben colores brillantes y lábiles cuyo máximo desarrollo caracteriza a los machos dominantes; en estas especies, la coloración de celo facilita la coexistencia de los machos y el establecimiento de jerarquías de dominancia (Stamps 1977a). Aunque no se dispone de información al respecto, cabe suponer que la coloración no lábil de los lacértidos podría desempeñar funciones similares.

En este contexto, los objetivos concretos que se persiguen en este Capítulo son los siguientes:

Patrones de espaciamento y actividad

- descripción de los patrones de espaciamento (disposición de las áreas de campeo) en una población de *P. algirus*.

- diferencias sexuales en el comportamiento (actividad) y distribución (áreas de campeo y solapamientos).

- probabilidad de acceso a las hembras y apareamiento por parte de los machos (observaciones en cortejo, número de hembras solapadas); diferencias entre dos categorías de machos (AC^+ y AC^-) definidas atendiendo al desarrollo de la coloración sexual.

- supervivencia individual y variables asociadas (e.g. tamaño corporal, actividad) en cada uno de los sexos.

- estabilidad temporal de los patrones encontrados: diferencias interanuales.

TABLA 5.1.- Caracterización de la parcela de muestreo en base al método de estima de coberturas descrito en el Capítulo 2; en cada una de las 324 celdillas se muestrearon 10 puntos al azar. Para cada una de las coberturas (en porcentajes) se dan la media y la desviación típica ($N = 324$).

Cobertura de hojarasca	64.9	±	24.8
Id. de vegetación a 0 cm de altura	25.6	±	26.5
Id. de vegetación a 10 cm de altura	31.2	±	20.3
Id. de vegetación a 20 cm de altura	38.0	±	21.1
Id. de vegetación a 30 cm de altura	34.5	±	19.1
Id. de vegetación a 50 cm de altura	30.4	±	20.0
Id. de encinas (arbolado)	17.8	±	21.4
Id. de encinas (arbustos)	54.5	±	26.5
Id. de jaras	4.1	±	11.2
Id. de <i>Halimium</i>	6.9	±	11.0
Id. de <i>Thymus/Lavandula</i>	5.4	±	8.5
Id. de herbáceas	40.6	±	28.7

MATERIAL Y METODOS

Patrones de espaciamento y actividad.— Los muestreos se llevaron a cabo en el Monte de Viñuelas (ver Capítulo 3 para una descripción detallada del área de estudio). La parcela de estudio (90x90 m²) se extiende entre dos vaguadas paralelas que discurren en dirección E-O, con la mayor parte de su superficie en la ladera de orientación S (solana). En la Tabla 5.1 se ofrece una descripción de la parcela de muestreo basada en las coberturas de hojarasca, herbáceas, vegetación a distintas alturas sobre el suelo, árboles y arbustos de *Quercus rotundifolia*, jaras (manchas dispersas en la solana), *Halimium viscosum* (predominante en las laderas de orientación N), caméfitos (tomillo y cantueso) y herbáceas (predominio del pastizal en el fondo de las vaguadas). Las observaciones se llevaron a cabo con una frecuencia media de 2-3 visitas por semana, entre el 19 de Abril y el 29 de Junio de 1989 (20 días de muestreo) y entre el 3 de Mayo y el 27 de Junio de 1990 (18 días de muestreo), es decir, durante la época reproductora y antes de producirse la retracción de los testículos de los machos y la caída de los niveles de testosterona (M. J. Delgado *com. pers.*). Entre Julio y Octubre de 1989 se realizaron visitas ocasionales a la parcela para continuar el seguimiento de la población marcada (ver más abajo).

Antes del comienzo de las observaciones se procedió a instalar en la parcela una malla de estacas a intervalos de 5 m con objeto de posibilitar la localización de las observaciones; dentro de cada celdilla de 5 x 5 m se clasificaron los avistamientos según el vértice más próximo (NE, NO, SE o SO), lo que determina una precisión final de ± 2.5 m a lo largo de cada lado de la parcela para la delimitación de las áreas de campeo (malla de 4 x 324 = 1296 posibles localizaciones en 0.81 ha).

El seguimiento de la población de *P. algirus* asentada en la parcela se llevó a cabo mediante técnicas convencionales de marcaje-recaptura. Cada vez que se encontraba un animal no marcado, se procedía a capturarlo con lazo. Los individuos capturados eran medidos (LCC), pesados, doblemente marcados (marca permanente mediante amputación de falanges y marca temporal con manchas de pintura en el dorso), sexados (atendiendo al tamaño, forma y disposición de los poros femorales) y, en el caso de los machos, clasificados en dos grupos (AC^+ , con coloración de celo acusada, y AC^- , con coloración de celo inapreciable o incipiente) según la extensión de la mancha rojizo-anaranjada de la garganta y lados de la cabeza (Mellado y Martínez 1974). Así, se consideraron AC^+ aquellos machos en los cuales la coloración sexual se extendía por los lados y región ventral de la cabeza afectando íntegramente a las placas del mentón, mientras que se clasificaron como AC^- los machos con mancha sexual ausente, restringida a las escamas labiales o, en todo caso, a la parte superior de las placas del mentón, sin alcanzar nunca la línea media ventral de la cabeza. Estas diferencias de localización y extensión suelen además coincidir con tonos más pálidos en el caso de los machos AC^- . Una vez registrados todos estos datos y anotada su localización en la parcela, los animales eran liberados en el lugar de captura.

Como medida inversa aproximada de la actividad de los individuos se utilizó el número medio de días de muestreo entre observaciones consecutivas (MDOC; Fox 1978). Es decir: a dos individuos con iguales fechas de primer y último avistamiento, separadas entre sí por n visitas a la parcela, podrían corresponderles valores extremos de MDOC de 0 (n avistamientos en n días distintos: máxima actividad) y n (ningún día con avistamientos entre las dos fechas primera y última: actividad mínima).

Este índice se correlaciona negativamente con el número de días con avistamientos ($r = -0.443$, $n = 42$, $P < 0.005$). Sin embargo, se ha preferido no utilizar esta estima aparentemente más directa, para no subestimar la actividad de los individuos con avistamientos frecuentes pero restringidos a períodos de tiempo cortos (intensa actividad concentrada en unos pocos días).

Para el análisis de los patrones de espaciamento (áreas de campeo, solapamientos) y actividad se utilizaron únicamente los individuos con 4 o más avistamientos (5 machos AC^+ , 10 machos AC^- y 9 hembras en 1989; 5 machos AC^+ , 6 machos AC^- y 7 hembras en 1990).

Aunque sólo se observaron tres cópulas (una en 1989 y dos en 1990), las observaciones de machos marcados cortejando a hembras se realizaron con una frecuencia algo mayor (19 observaciones de animales con al menos cuatro avistamientos en cada uno de los años). Sobre la base de estas observaciones, resulta posible obtener una estima indirecta de la probabilidad de apareamiento correspondiente a cada individuo, ya que las hembras de los lagartos suelen requerir prolongados cortejos antes de permitir a los machos el acceso a la cópula (Stamps 1983b).

La estima de las áreas de campeo se realizó mediante el algoritmo del mínimo polígono convexo del programa MCPAAL. Este método, sencillo y sin requisitos especiales respecto al tipo de distribución de las observaciones (John Anderson 1982), presenta sin embargo dos inconvenientes: es sensible al tamaño de muestra, con estimas crecientes a medida que aumenta el número de observaciones (Jennrich y Turner 1969), y asume una forma convexa para el área de campeo. Esta última limitación puede no ser importante en hábitats relativamente homogéneos (como es el caso de la parcela utilizada en este estudio), y, en cualquier caso,

produciría sobreestimas de los valores reales que, a efectos comparativos, afectarían de igual modo a todos los segmentos poblacionales considerados (Stamps 1983b). Por lo que concierne a la variación de las estimas con el tamaño de muestra, resulta difícil discernir hasta qué punto el aumento de las estimas es atribuible a sesgos metodológicos; el incremento paralelo de las áreas reales y de la actividad de sus ocupantes tiene sentido biológico, y ambos parámetros pueden resultar inseparables (Ruibal 1983). En este sentido, y tras haber comprobado que el tamaño de las áreas obtenidas se correlaciona positivamente con el número de observaciones utilizadas para la estima ($\text{área} = -50.9 + 40.45 \cdot n$ de puntos; $r = 0.63$, $N = 42$, $P < 0.001$), se repitieron las comparaciones empleando los residuos del modelo de regresión lineal, para tratar de esclarecer si las diferencias encontradas son atribuibles a diferencias en los niveles de actividad. Mediante un procedimiento similar se comparó la corpulencia (un índice de la condición física en el caso de los dos tipos de machos) de los distintos segmentos poblacionales, utilizando los residuos de la regresión exponencial del peso sobre la longitud cabeza-cloaca:

$$\text{peso} = e^{-0.71+0.04 \cdot \text{LCC}}, r = 0.78, P < 0.001$$

Los solapamientos se determinaron como número de coincidencias espaciales con otros individuos atendiendo al grado de superposición de las áreas de campeo de los animales implicados; para cualquier par de individuos, se admite la existencia de solapamiento cuando al menos el 20 % del área de campeo de alguno de los dos individuos queda incluida en el área de campeo del otro.

Las diferencias entre sexos y categorías de machos se analizaron considerando la muestra total y cada uno de los años por separado,

utilizando el test de Mann-Whitney. Para facilitar la exposición de los resultados, los estadísticos se presentan agrupados en el Apéndice 5.I.

Situación en 1990 de los residentes de 1989.- Puesto que en la primavera de 1990 se capturaron todos los adultos encontrados en la parcela, resulta posible clasificar los residentes de 1989 como reavistados en 1990 o como desaparecidos en 1990. De este modo, los censos de 1990 permiten una aproximación conservadora al estudio de los factores asociados con la supervivencia de los distintos segmentos poblacionales (ver Discusión). A tal efecto, se incluyeron también en el análisis las observaciones realizadas entre Julio y Septiembre de 1989 (época postreproductora), con objeto de disponer de un tamaño muestral adecuado con datos suficientes para cada individuo.

Las variables utilizadas para el análisis de su efecto sobre la supervivencia tras el período Invernal fueron:

- el tamaño corporal (LCC).
- el número de días con observaciones para aquellos individuos con al menos un mes de residencia en la parcela durante 1989 (al menos 30 días entre el primer y último avistamiento), que constituye un índice de actividad más adecuado que el MDOC para visitas esporádicas a la parcela entre Julio y Septiembre.
- la hora media de los avistamientos para aquellos animales con un mínimo de tres observaciones, indicativa de la tendencia que exhiben los distintos individuos a iniciar y concentrar su actividad en determinados segmentos horarios.

TABLA 5.2.- Media y error estándar para la talla (LCC, en mm) y condición física (residuos del modelo de regresión del peso sobre la LCC) de las hembras, machos AC⁺ y machos AC⁻ en 1989 y 1990. Entre paréntesis, tamaños muestrales.

LCC	HEMBRAS	MACHOS AC ⁺	MACHOS AC ⁻
1989	71.4 ± 0.58 (N = 9)	74.5 ± 1.25 (N = 5)	70.6 ± 0.74 (N = 10)
1990	73.8 ± 1.37 (N = 7)	75.6 ± 1.02 (N = 5)	71.1 ± 0.86 (N = 6)
RESIDUOS	HEMBRAS	MACHOS AC ⁺	MACHOS AC ⁻
1989	-0.10 ± 0.04 (N = 9)	0.07 ± 0.04 (N = 5)	0.03 ± 0.02 (N = 10)
1990	-0.06 ± 0.02 (N = 7)	0.04 ± 0.03 (N = 5)	0.06 ± 0.02 (N = 6)

RESULTADOS

Tamaño corporal y corpulencia.- Los machos clasificados como AC⁺ presentan tallas mayores que los AC⁻ (Tabla 5.2), tanto si se considera la muestra total ($P = 0.001$) como en cada una de las estaciones de actividad por separado (1989: $P < 0.05$; 1990: $P < 0.02$); es decir, el máximo desarrollo de la coloración sexual lo alcanzan los machos más grandes. No existen, sin embargo, diferencias aparentes en la condición física (corpulencia) de las dos categorías de machos, ya que los residuos obtenidos al regresionar el peso sobre la LCC no difieren entre sí (Tabla 5.2) ni al considerar la muestra total ni en cada una de las estaciones por separado ($P > 0.5$ en todos los casos). Tampoco se detectaron diferencias interanuales en la condición física de la población para ninguno de los dos sexos o categorías de machos ($P > 0.3$ en todos los casos). Los machos presentan residuos mayores que las hembras considerando la muestra total

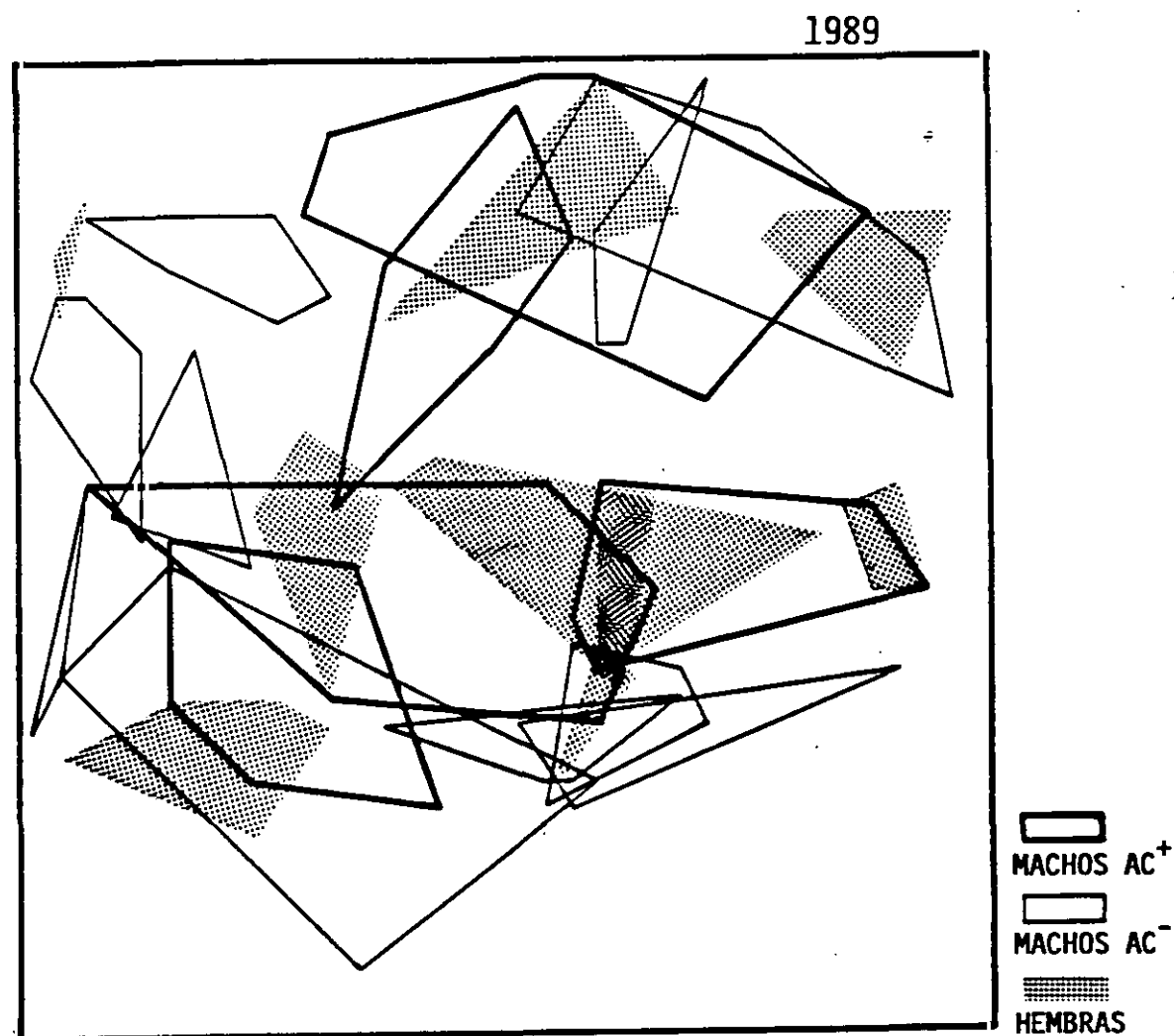


FIGURA 5.1.- Areas de campeo correspondientes a los animales marcados con, al menos, cuatro avistamientos en 1989.

y en cada una de las estaciones por separado ($P < 0.002$ en todos los casos), como cabría esperar de su constitución física más robusta. No se ha encontrado, sin embargo, dimorfismo sexual respecto al tamaño (LCC: $P > 0.95$), aunque los machos AC⁺ tienden a ser algo mayores que las hembras ($P < 0.05$).

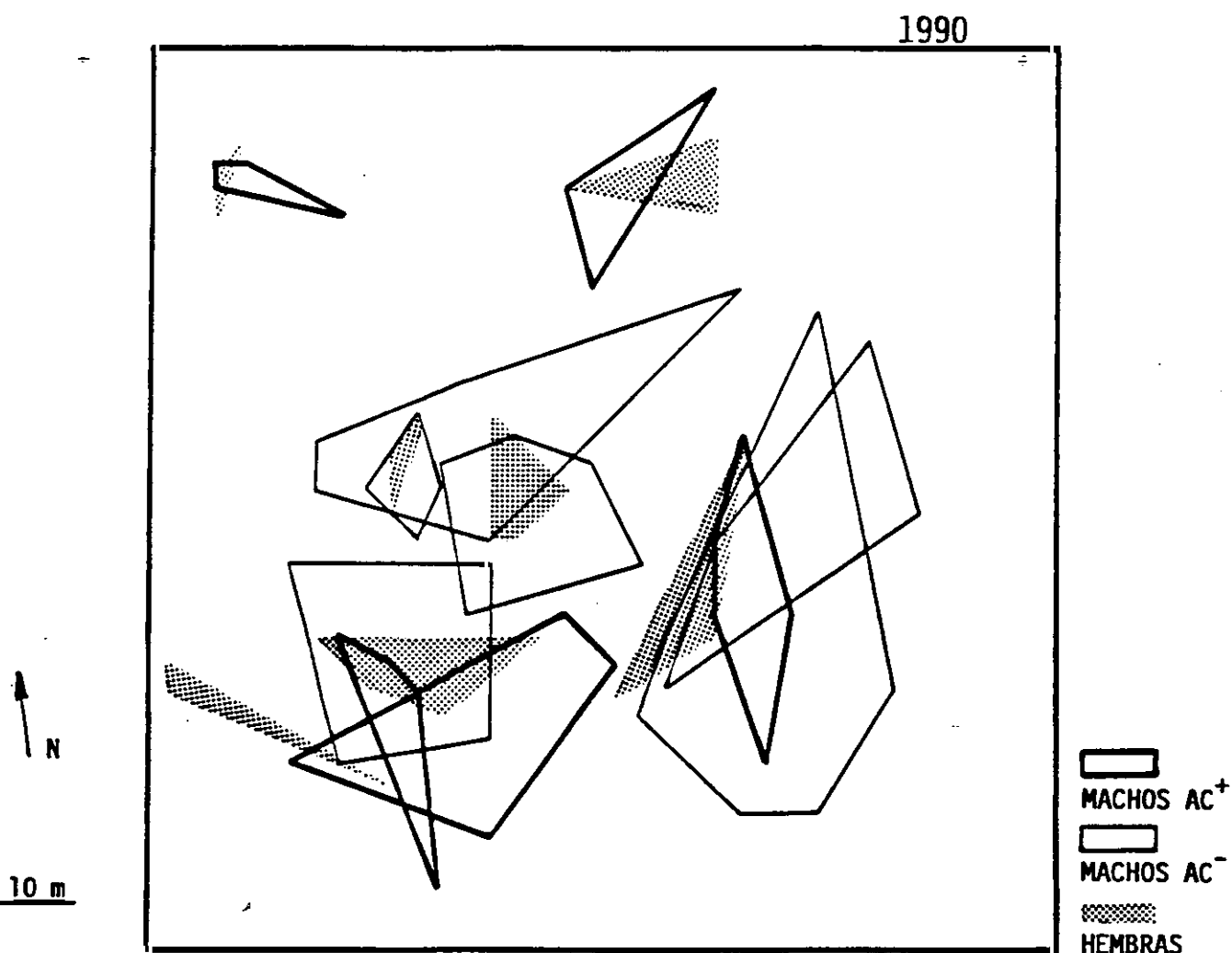


FIGURA 5.2.- Áreas de campeo correspondientes a los animales marcados con, al menos, cuatro avistamientos en 1990.

Áreas de campeo.- Considerando la muestra total (Figs. 5.1 y 5.2), las áreas de campeo de los machos son mayores que las de las hembras ($P = 0.005$), manteniéndose la diferencia para ambas categorías de machos (AC^+ : $P = 0.02$; AC^- : $P < 0.02$). No obstante, este primer resultado debe matizarse atendiendo a las diferencias interanuales encontradas (Tabla

5.3). Así, en 1989, los machos AC^+ ocupan áreas de campeo mayores que los AC^- ($P < 0.05$) y que las hembras ($P = 0.008$); los dominios vitales de estas dos últimas categorías son, de hecho, muy parecidos ($P > 0.8$), lo que determina que, globalmente, no haya diferencias entre los dos sexos ($P > 0.1$). En 1990, sin embargo, no se detectan diferencias significativas entre las dos categorías de machos ($P > 0.1$), si bien las estimas son mayores en el caso de los AC^- (Tabla 5.3), los cuales ocupan áreas de campeo significativamente mayores que las de las hembras ($P < 0.02$); en conjunto, los dominios vitales de los machos son mayores que los de las hembras ($P < 0.05$). En el caso de los machos AC^+ , las áreas de campeo son mayores en 1989 que en 1990 ($P < 0.02$), no habiéndose detectado variación interanual para los machos AC^- o para las hembras ($P > 0.1$ en ambos casos). Es decir: aunque globalmente los machos ocupan áreas de campeo más extensas que las hembras, el efecto de la coloración de celo de los machos sobre los patrones de espaciamento intraespecíficos varía de unos años a otros. Así, mientras que en 1989 son los machos mayores (AC^+) los que amplían sus áreas de campeo, en 1990 parece predominar la tendencia contraria.

TABLA 5.3.- Media y error estándar para las estimas de las áreas de campeo correspondientes a hembras, machos AC^+ y machos AC^- en 1989 y 1990. Entre paréntesis, tamaños muestrales.

AREA(m ²)	HEMBRAS	MACHOS AC^+	MACHOS AC^-
1989	141 ± 40 (N = 9)	561 ± 115 (N = 5)	219 ± 83 (N = 10)
1990	49 ± 14 (N = 7)	128 ± 53 (N = 5)	335 ± 84 (N = 6)

Para comprobar hasta qué punto las diferencias encontradas son atribuibles a diferencias en los niveles de actividad (ver Material y Métodos), se compararon también los residuos obtenidos al regresionar las áreas de campeo sobre el número de localizaciones disponibles para cada individuo. Aunque globalmente los residuos son mayores para los machos ($P < 0.05$), esto es debido a que los machos AC^- ocupan áreas de campeo mayores de lo que cabría esperar considerando sus bajos niveles de actividad ($P < 0.05$). En los demás casos en que se obtienen diferencias significativas, éstas pueden atribuirse a una mayor cantidad de localizaciones en alguno de los segmentos poblacionales que se comparan ($P > 0.1$ para los residuos en todos los casos). Por tanto, tiene sentido relacionar las diferencias en el tamaño de las áreas de campeo con diferencias interindividuales en los niveles de actividad.

TABLA 5.4.- Media y error estándar del número medio de días de muestreo entre observaciones consecutivas (MDOC, un índice inverso de actividad; ver Material y Métodos) calculado para las hembras, machos AC^+ y machos AC^- en 1989 y 1990. Entre paréntesis, tamaños muestrales.

MDOC(días)	HEMBRAS	MACHOS AC^+	MACHOS AC^-
1989	1.68 ± 0.28 (N = 9)	0.76 ± 0.24 (N = 5)	1.73 ± 0.30 (N = 10)
1990	1.48 ± 0.29 (N = 7)	1.05 ± 0.15 (N = 5)	1.56 ± 0.31 (N = 6)

Actividad.- En consecuencia, se ha procedido a analizar la actividad como factor relacionado con los patrones de espaciamento en *P. algirus*. En general (Tabla 5.4), los machos AC^+ se muestran más activos que los AC^- ($P = 0.03$) y que las hembras ($P = 0.025$). Sin embargo, las diferencias

Patrones de espaciamento y actividad

se marcan sobre todo en 1989, con tamaños de muestra escasos que afectan a los niveles de significación (machos AC⁺: $P = 0.057$; hembras: $P = 0.109$). Por otra parte, la variación interanual en los niveles de actividad no resultó significativa para ninguno de los segmentos poblacionales considerados ($P > 0.2$ en todos los casos). Parece, por tanto, que la tendencia general a que la actividad sea máxima en el caso de los machos con mayor desarrollo de la coloración sexual (Tabla 5.4), se manifiesta con distinta intensidad según los años.

TABLA 5.5.- Número de solapamientos cruzados para las dos categorías de machos (nº de hembras solapadas por cada macho) y número de solapamientos intrasexuales para ambos sexos (nº de hembras solapadas por cada hembra y nº de machos solapados por cada macho) en 1989 y 1990. Se dan la media, el error estándar y el tamaño de muestra.

	1989			1990		
	x	SE	N	x	SE	N
Machos AC ⁺ x hembras	2.40	0.51	5	1.20	0.45	5
Machos AC ⁻ x hembras	0.70	0.67	10	1.17	0.17	6
Machos x machos	1.60	0.32	15	1.45	0.25	11
Hembras x hembras	0.22	0.15	9	0.00	0.00	7

Solapamientos y observaciones de machos en cortelo.- La disposición espacial de las áreas mapeadas (Figs. 5.1 y 5.2) muestra que los machos solapan entre sí mucho más que las hembras (Tabla 5.5; test de Mann-Whitney: $Z = 4.27$, $Z = 2.97$ y $Z = 3.10$ para la muestra total, los datos de 1989 y los de 1990 respectivamente; $P < 0.005$ en todos los casos); es decir, las hembras tienden a ocupar áreas de campeo de uso exclusivo,

OBSERVACIONES DE MACHOS EN CORTEJO

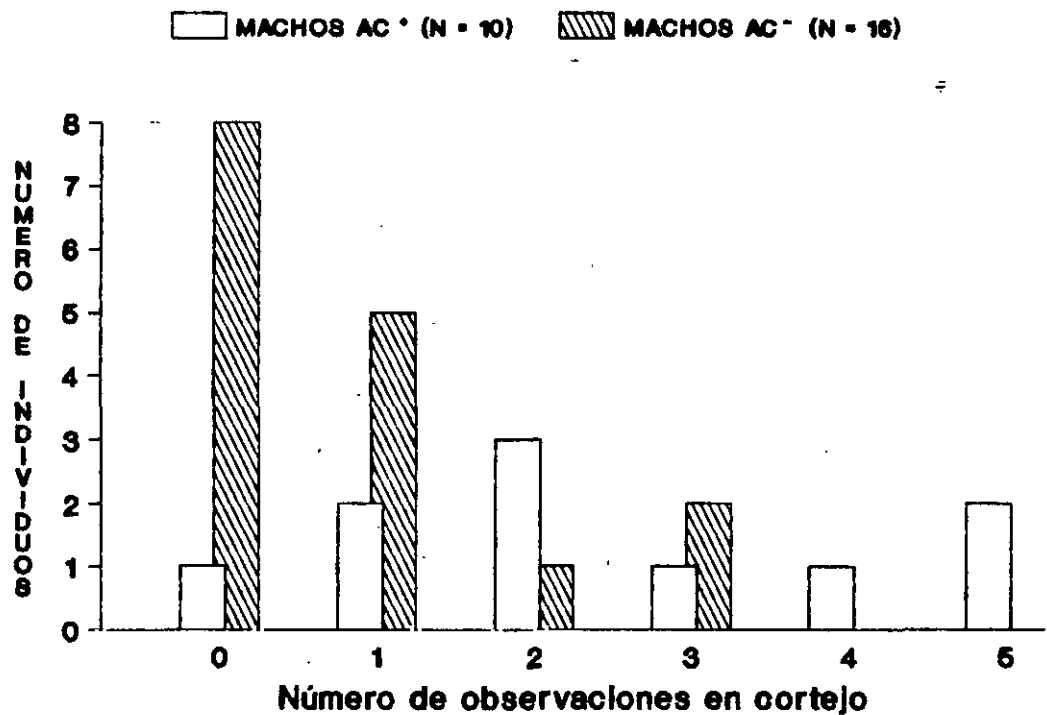


FIGURA 5.3.- Número de observaciones en cortejo correspondientes a los distintos machos marcados según categorías de desarrollo de la coloración sexual.

mientras que en el caso de los machos son pocos los animales que no comparten el dominio vital con al menos un congénere de su mismo sexo. Por otra parte, los machos AC⁺ solapan más hembras que los AC⁻ sólo en 1989 (Tabla 5.5: $Z = 2.56$, $P = 0.01$); en 1990, ambas categorías de machos solapan en promedio igual número de hembras (Tabla 5.5: $Z = 0$, $P = 1$).

Este resultado coincide además con las observaciones de machos en cortejo. En general, los machos AC⁺ fueron observados cortejando a las hembras más frecuentemente que los AC⁻ (Fig. 5.3; test de Mann-Whitney: $Z = 2.62$, $P < 0.01$). No obstante, el patrón general se mantiene en 1989 ($Z = 1.96$, $P = 0.05$) pero no en 1990 ($Z = 1.03$, $P > 0.3$), debido a que, como

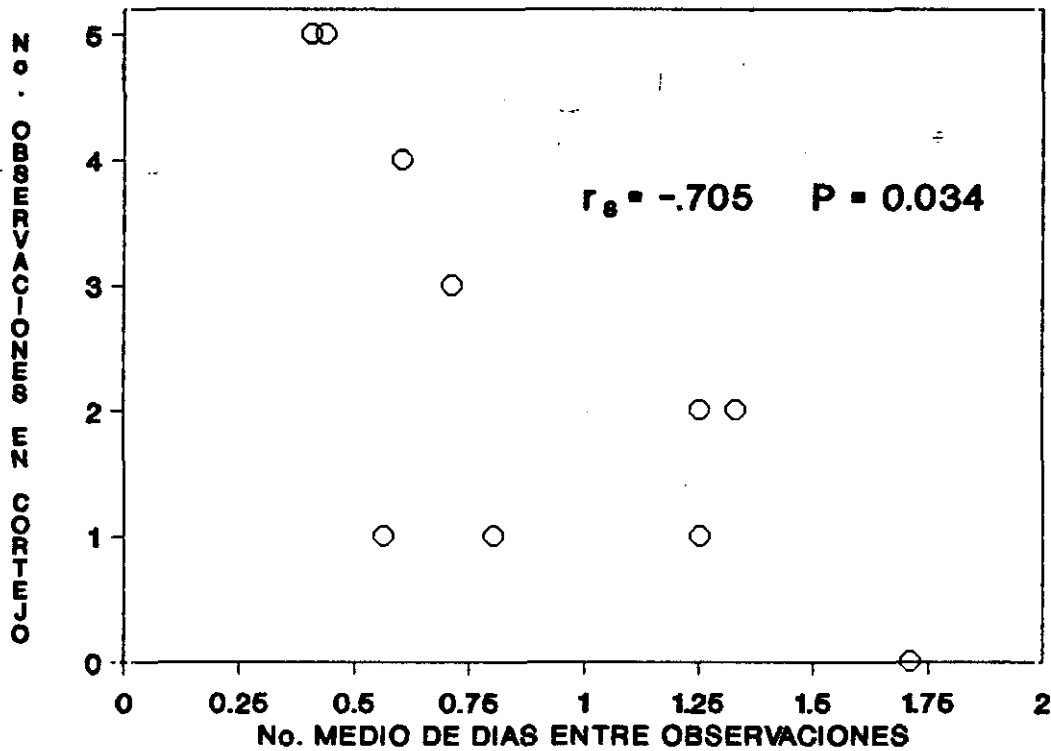


FIGURA 5.4.- Relación entre probabilidad de apareamiento (estimada mediante el número de observaciones en cortejo) y actividad (estimada inversamente mediante el índice MDOC, número medio de días entre dos observaciones consecutivas; ver Material y Métodos) de los machos con desarrollo acusado de la coloración sexual (AC^+). $N = 10$.

hemos visto, los machos AC^+ se muestran significativamente más activos que los AC^- sólo en 1989; entre los machos AC^+ el número de observaciones en cortejo es tanto mayor cuanto mayor es la actividad de los individuos (Fig. 5.4; correlación de Spearman entre nº de observaciones en cortejo y MDOC: $r_s = -0.705$, $n = 10$, $P < 0.05$). De hecho, en 1989 el 53 % de las observaciones en cortejo (10 de 19) correspondieron a los dos machos AC^+ más activos (13 % de los machos), mientras que seis de los animales AC^- (40 % de los machos) no fueron nunca observados en cortejo.

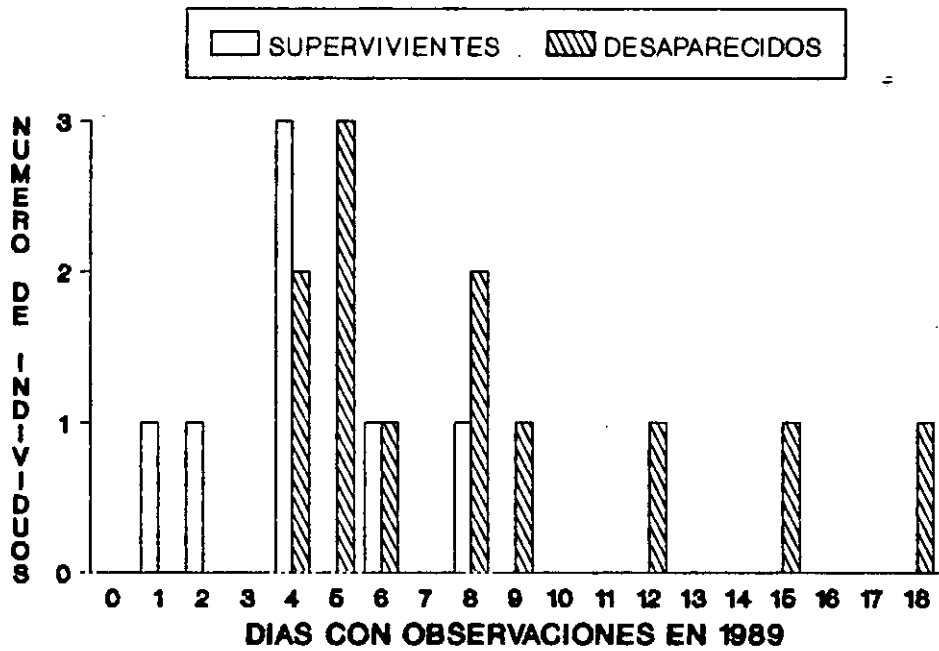
Situación en 1990: individuos reavistados vs. individuos desaparecidos.— La proporción de residentes durante 1989 reavistados al comienzo de la primavera de 1990 coincide para los dos sexos (test exacto de Fisher: $P = 1.00$, dos colas): 12 de 34 (35.3 %) en el caso de los machos vs. 8 de 23 (34.8 %) en el de las hembras. Sin embargo, las variables relacionadas con la supervivencia individual son distintas según se trate de uno u otro sexo.

TABLA 5.6.— Media y error estándar de la hora media de los avistamientos según sexos y categorías de supervivencia: animales reavistados en 1990 vs. individuos muertos o emigrados.

SEXO	SITUACION EN 1990	HORA (h)	N
Machos	Reavistados	1026 \pm 43 min	5
	Desaparecidos	1034 \pm 13 min	16
Hembras	Reavistadas	1240 \pm 36 min	7
	Desaparecidas	1054 \pm 23 min	8

En general, los machos se muestran activos a horas más tempranas que las hembras ($Z = 2.36$, $P < 0.02$). Sin embargo, las hembras reavistadas en 1990 son las que, en promedio, se mostraron activas durante segmentos horarios más tardíos a lo largo de 1989 (Tabla 5.6: test de Mann-Whitney: $Z = 2.15$, $P = 0.03$), mientras que en el caso de los machos, supervivientes y desaparecidos desarrollan su actividad a las mismas horas ($Z = 0.04$, $P > 0.95$). Por el contrario, el tamaño corporal (Tabla 5.7) y la intensidad de actividad (nº de días con avistamientos: Fig. 5.5) son mayores para los machos desaparecidos que para los supervivientes (LCC: $Z = 2.15$, $P < 0.02$;

SITUACION EN 1990 (MACHOS)



SITUACION EN 1990 (HEMBRAS)

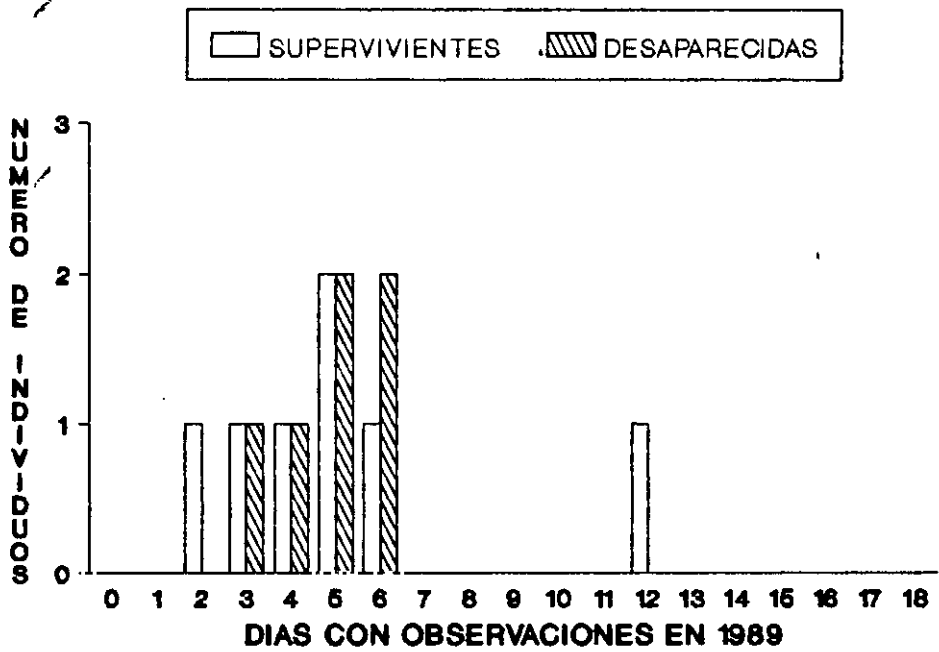


FIGURA 5.5.- Efecto de la actividad (número de días con observaciones) sobre la probabilidad de supervivencia en cada uno de los dos sexos.

Patrones de espaciamiento y actividad

actividad: $Z = 2.27$, $P < 0.05$), sin que estas variables difieran significativamente entre las dos categorías de hembras (Tabla 5.7 y Fig. 5.5; LCC: $Z = 0.19$, $P > 0.8$; actividad: $Z = 0.22$, $P > 0.8$).

TABLA 5.7.- Media y error estándar del tamaño corporal (LCC, en mm) según sexos y categorías de supervivencia: animales reavistados en 1990 vs. individuos muertos o emigrados.

SEXO	SITUACION EN 1990	LCC	N
Machos	Reavistados	67.5 ± 1.18	12
	Desaparecidos	71.5 ± 0.71	22
Hembras	Reavistadas	68.7 ± 1.26	8
	Desaparecidas	69.1 ± 0.74	15

Puesto que el máximo desarrollo de la coloración sexual lo alcanzan los machos más grandes, y dado que a lo largo de 1989 los machos AC^+ se mostraron más activos que los AC^- , cabe esperar que la tasa de reavistamiento vs. desaparición se reparta de modo desigual entre las dos categorías de machos. En efecto, mientras que ningún macho AC^+ (0 de 6) reapareció en 1990, 12 de 28 machos AC^- (42.9 %) fueron reavistados en 1990 (test exacto de Fisher: $P = 0.055$, una cola).

DISCUSION

Limitaciones metodológicas

Las limitaciones del método empleado pueden resumirse en dos apartados principales: fiabilidad de las estimas de supervivencia, e

Inferencia de la probabilidad de apareamiento de los machos a partir de datos de solapamiento y observación directa ocasional.

Por lo que concierne a las estimas de supervivencia, hay que hacer notar que la mayoría de las publicadas en referencia a poblaciones de saurios, se basan en el muestreo repetido de animales marcados (Turner 1977); los muestreos de 1990 fueron lo suficientemente intensos como para poder afirmar que los individuos no detectados habían desaparecido efectivamente de la parcela. En consecuencia, su ausencia debe atribuirse a la mortalidad o a la emigración. En relación a esta segunda alternativa, se comprobó que la situación en la parcela (Andrews y Rand 1983; animales con más del 75 % de las observaciones en el cuadrado central de 50x50 m² vs. animales con más del 25 % de las observaciones en la banda periférica de 20 m de anchura) no afectaba en ningún caso a los resultados obtenidos; es decir, los animales periféricos no desaparecen más que los centrales. Esto hace pensar que no deben ser muchos los individuos desaparecidos que no hubieran hecho sino desplazar su actividad hacia localizaciones inmediatamente contiguas a la parcela de muestreo. Parece por tanto razonable suponer que la emigración de los posibles supervivientes no detectados en 1990, debe entrañar riesgos importantes (de escasa familiaridad con el hábitat ;Stamps 1987, mayor riesgo de depredación y/o competencia intraespecífica al dispersarse) que implicarían en última instancia una disminución de la probabilidad de supervivencia. La emigración, además, es infrecuente entre los lacértidos adultos cuya dispersión ha sido estudiada (Bauwens y Thoen 1981a). Los machos adultos de varias especies de saurios responden en su distribución (Stamps 1983b, M'Closkey *et al.* 1987a) y tiempo medio de residencia (M'Closkey *et al.* 1987b) a sus expectativas de aparearse con

éxito; no parece por tanto razonable atribuir a la emigración la desaparición de los machos AC⁺. Por otra parte, las hembras, en general más sedentarias que los machos (Stamps 1983b, M'Closkey *et al.* 1987a), dan prioridad al distribuirse a la familiaridad con los rasgos del hábitat (M'Closkey *et al.* 1990b). En consecuencia, la desaparición de la parcela de muestreo puede contemplarse justificadamente como un indicio válido de mortalidad.

Por otra parte, la estima del potencial de acceso a las hembras y de la probabilidad de apareamiento mediante métodos indirectos sigue las aproximaciones de Ruby (1984) y M'Closkey *et al.* (1990a); en *Sceloporus jarrovi*, por ejemplo, las hembras se aparean con los machos que las cortejan más frecuentemente (Ruby 1981), y en *Anolis aeneus* la accesibilidad de las hembras es tanto mayor cuanto mayor es el grado de solapamiento entre sus áreas de campeo y las de los machos (Stamps 1977b).

Variaciones interanuales en los patrones de espaciamento y actividad

Un aspecto interesante de los resultados obtenidos es la falta de homogeneidad entre las dos estaciones de estudio. En general, la primavera de 1990 fue bastante más seca que la de 1989, lo que puede tener consecuencias para el desarrollo de la vegetación y fauna artrópoda asociada; diversos autores han demostrado que la impredecibilidad del clima en zonas áridas ejerce una notable influencia sobre las poblaciones de lagartos (Tinkle 1967a, Pianka 1970, Parker y Pianka 1975). Así, en la primavera de 1989, con una densidad aproximada de 30 adultos/hectárea y una razón de sexos (machos:hembras) de 1.67:1, los machos AC⁺ amplían

sus áreas de campeo, se muestran más activos que los machos AC^- , solapan más hembras que éstos y las cortejan más frecuentemente. En la primavera de 1990, con una densidad menor (22.5 adultos/hectárea) y una razón de sexos equivalente (1.57:1), ninguno de estos resultados se mantiene. En consecuencia, cuando las limitaciones ambientales son aparentemente menores, el aumento de la densidad de población conduce a una situación en que aumenta el número de hembras receptivas, pero también el número de machos (sobre todo AC^-) potencialmente competidores. Parece por tanto haber un incremento de la presión de selección entre los machos (Fox 1978 y 1983, Ferguson y Fox 1984) en el año más favorable, lo que potenciaría la manifestación de los rasgos comportamentales (mayor actividad, áreas de campeo expandidas) asociados a un incremento de la probabilidad de apareamiento y acceso a hembras de los machos AC^+ ; Fox (1978 y 1983) obtiene un resultado similar al analizar la supervivencia de los juveniles de *Uta stansburiana* (los fenotipos comportamentales de supervivientes y no supervivientes difieren sólo en el año en que las presiones selectivas son mayores).

Una consecuencia metodológica importante de los resultados obtenidos es que los estudios restringidos a un solo año no pueden ser generalizados sin correr el riesgo de inferir conclusiones erróneas (e.g. respecto a los patrones de espaciamiento, niveles de actividad o diferencias entre machos AC^+ y AC^-), siendo necesaria la replicación temporal para conocer la constancia de los patrones e intensidad de actuación de las presiones selectivas.

Relaciones entre supervivencia y actividad. Variación entre sexos

Las variables del comportamiento (actividad, hora media de las observaciones) asociadas a la supervivencia diferencial de los individuos sugieren que la depredación es probablemente la causa de mortalidad más importante. La mayor actividad de los machos AC⁺ durante 1989 se corresponde con una probabilidad de supervivencia disminuida. Los trabajos de Jones y Ferguson (1980) y Simon y Bissinger (1983) atribuyen a la movilidad un efecto negativo sobre la supervivencia; los movimientos bruscos relacionados con el cortejo y las agresiones intraespecíficas (Marler y Moore 1988), más frecuentes entre los machos que entre las hembras (Bauwens y Thoen 1981b), las cuales exhiben una menor movilidad (Capítulo 3), podrían atraer la atención de los depredadores orientados visualmente (serpientes y aves en el área de estudio; ver Capítulos 1 y 3).

Las hembras, por su parte, sobreviven mejor cuanto más tardíamente desarrollan su actividad. Resulta claro que observaciones más tardías suponen una menor actividad diaria, desarrollada, además, bajo condiciones ambientales más térmicas, con tasas de calentamiento más elevadas (Capítulo 3) que facilitarían la locomoción (Bennett 1980) y la capacidad de detectar a los depredadores mediante mecanismos auditivos o de quimiorrecepción (Werner 1972, Van Damme *et al.* 1990). Parece, por tanto, que el riesgo de depredación asociado a la actividad (Rose 1981, Huey 1982) opera también en el caso de las hembras, actuando en su caso a nivel diario (House *et al.* 1980) más que estacional.

Por tanto, la relación entre probabilidad de apareamiento incrementada y probabilidad de supervivencia disminuida (machos AC⁺ en 1989) puede atribuirse a las consecuencias ecológicas de la actividad (Rose

1981). Marler y Moore (1988), en experimentos de implantación de testosterona, encuentran que los machos implantados de *Sceloporus jarrovi*, aunque más conspicuos y agresivos que los no implantados, y dotados probablemente de mayor éxito reproductivo (Moore y Marler 1987), sobreviven menos que los no implantados, y lo hacen tanto peor cuanto más activos se muestran (Marler y Moore 1988). El mecanismo hipotético postulado para explicar los resultados de 1989 supone que los machos (principalmente los AC^+) concentrarían su actividad en el cortejo de una o unas pocas hembras de cuyas cercanías excluirían a los demás machos, aumentando así su probabilidad de paternidad (Stamps 1977a y *obs. pers.*); después, extenderían sus áreas de campeo, sin llegar nunca a mostrarse territoriales en sentido estricto, para acceder al mayor número posible de hembras (Stamps 1983b).

La mayor vistosidad de los machos AC^+ podría resultar ventajosa en el contexto de las interacciones agresivas entre machos (en todas las observaciones realizadas los machos AC^- fueron rápidamente rechazados) o de la posible selección de pareja ejercida por las hembras, siendo necesarios ulteriores estudios para conocer los mecanismos de actuación de las presiones de selección sexual en esta especie. En cualquier caso, los análisis efectuados muestran que el máximo desarrollo de la coloración sexual lo alcanzan sólo los machos más grandes. El mayor tamaño de los machos más vistosos debe implicar o una mayor edad (que supondría una mayor experiencia y una capacidad de supervivencia demostrada) o, alternativamente, una clara superioridad competitiva en el acceso a las hembras (M'Closkey *et al.* 1990a) y/o recursos de otro tipo (Stamps 1988).

La situación observada parece responder a un equilibrio entre fuerzas selectivas opuestas (revisiones en Thornhill y Alcock 1983 y Ryan

1985). De un lado, la competencia sexual entre los machos, de importancia variable según los años pero tanto más intensa cuanto mayor sea la densidad de población (e.g. en 1989), llevaría a los machos AC⁺ a incrementar su actividad para acceder a más hembras y asegurar su paternidad, alcanzando así un mayor éxito reproductivo a corto plazo (Emlen y Oring 1977). De otro, el mayor grado de exposición a los predadores vendría a contrarrestar esta tendencia al hacer disminuir la supervivencia a largo plazo. Los resultados obtenidos demuestran la necesidad de considerar la eficacia biológica desde una perspectiva temporal amplia, coincidente al menos con el ciclo vital completo de los individuos objeto de estudio (Endler 1986).

CONCLUSIONES

1.- Aunque no se ha encontrado dimorfismo sexual respecto al tamaño, los machos son más corpulentos que las hembras; el máximo desarrollo de la coloración sexual lo alcanzan los machos más grandes.

2.- Los resultados obtenidos difieren en las dos estaciones de estudio; en 1989, los machos con mayor desarrollo de la coloración sexual amplían sus áreas de campeo, se muestran más activos, solapan más hembras y las cortejan más frecuentemente que los machos con coloración sexual más apagada. En 1990 no se mantienen estas diferencias.

3.- Las variables relacionadas con la supervivencia diferencial de los individuos difieren en ambos sexos; los machos mayores y más activos sobreviven peor que los menores y menos activos, mientras que en el caso de las hembras la supervivencia se asocia con horas de avistamiento más tardías. En ambos casos, no obstante, la mortalidad parece relacionada con el probable aumento del riesgo de depredación a que se verían sometidos

los individuos activos durante más días o bajo condiciones menos favorables (horas tempranas con temperaturas ambientales bajas).

4.- Los resultados obtenidos se interpretan a la luz de presiones selectivas de intensidad cambiante según las condiciones de cada estación reproductora. Dichas presiones actuarían sobre los niveles de actividad, tendiendo a equilibrar el incremento de la probabilidad de apareamiento y el aumento del riesgo de depredación, que caracterizan a los individuos más activos.

APENDICE 5.I

Comparaciones entre machos (M), hembras (H), machos AC⁺ y machos AC⁻ para la longitud cabeza-cloaca (LCC), la condición física=(residuos del peso sobre la LCC: RES.LCC), el tamaño de las áreas de campeo (AREA), los residuos de AC sobre el número de avistamientos (RES.AREA) y la actividad, estimada de modo inverso mediante el número medio de días entre dos observaciones consecutivas (ver texto): resultados de las pruebas de Mann-Whitney que se comentan en el texto.

	M vs H		AC ⁺ vs H		AC ⁻ vs H		AC ⁺ vs AC ⁻		1989 vs 1990	
	Z	P	Z	P	Z	P	Z	P	Z	P
<hr/>										
LCC										
89	0.09	0.929	1.73	0.083	0.89	0.369	2.15	0.031	Total machos	1.09 0.275
90	0.36	0.717	0.67	0.516	1.21	0.225	2.38	0.017	Machos AC ⁺	0.53 0.599
Total	0.04	0.969	2.00	0.045	1.51	0.131	3.27	0.001	Machos AC ⁻	0.54 0.587
									Hembras	1.27 0.204
<hr/>										
RES.LCC										
89	3.10	0.002	2.40	0.016	2.74	0.006	0.43	0.668	Total machos	0.36 0.716
90	3.17	0.001	2.27	0.023	2.93	0.003	0.64	0.523	Machos AC ⁺	0.42 0.676
Total	4.49	<0.001	3.56	<0.001	3.98	<0.001	0.03	0.979	Machos AC ⁻	0.92 0.357
									Hembras	0.32 0.751
<hr/>										
AREA										
89	1.34	0.179	2.67	0.008	0.16	0.870	2.14	0.032	Total machos	0.75 0.452
90	2.26	0.024	1.13	0.194	2.36	0.018	1.55	0.121	Machos AC ⁺	2.41 0.016
Total	2.81	0.005	2.32	0.020	2.41	0.016	0.61	0.544	Machos AC ⁻	1.25 0.212
									Hembras	1.54 0.125
<hr/>										
RES.AREA										
89	1.52	0.128	1.07	0.286	1.39	0.165	0.55	0.582	Total machos	0.73 0.467
90	1.18	0.239	0.49	0.626	1.36	0.175	0.82	0.411	Machos AC ⁺	0.84 0.403
Total	2.02	0.043	0.87	0.385	2.30	0.021	0.87	0.385	Machos AC ⁻	0.27 0.783
									Hembras	1.59 0.112
<hr/>										
NDOC										
89	0.78	0.437	1.60	0.109	0.04	0.967	1.90	0.057	Total machos	0.00 1.000
90	0.27	0.785	0.90	0.368	0.29	0.774	0.64	0.522	Machos AC ⁺	1.26 0.207
Total	0.96	0.337	2.24	0.025	0.19	0.850	2.16	0.030	Machos AC ⁻	0.49 0.624
									Hembras	0.64 0.523

Capítulo 6

**ALIMENTACION: COMPORTAMIENTO
DE CAPTURA Y SELECCION DE
TAMAÑOS DE PRESA**

ALIMENTACION: COMPORTAMIENTO DE CAPTURA Y SELECCION DE TAMAÑOS DE PRESA

INTRODUCCION

Varios autores han sugerido que el tamaño de los artrópodos puede resultar útil como un índice aproximado de su valor calórico para los insectívoros (Schoener 1971, Werner 1974, Jaeger y Barnard 1981). Por otra parte, los resultados de un trabajo previo (Díaz y Carrascal 1990b; ver Capítulo 1) ponen de manifiesto que el tamaño de las presas disponibles es el principal criterio utilizado por *P. algirus* a la hora de decidir qué tipos de presa (y qué presas individuales dentro de cada tipo) son seleccionados para su incorporación a la dieta.

Sin embargo, los modelos teóricos que predicen la selección de presas (e.g. Schoener 1969, Charnov 1976, Krebs *et al.* 1977) no atienden tanto al contenido bruto en energía como a la tasa de adquisición de ésta; la variable que examinan dichos modelos es, de hecho, la rentabilidad energética, definida como el cociente e/t , donde e es el rendimiento neto en calorías y t el tiempo requerido para someter e ingerir la presa escogida (tiempo de manipulación). La información referida al tiempo de manipulación es por tanto básica para poder testificar las predicciones de los modelos; no obstante, son pocos los trabajos que ofrecen datos sobre tiempos de manipulación y, en general, comportamiento de captura en saurios (ver no obstante Loop 1974, Avery *et al.* 1982, Pough y Andrews 1985, Paulissen 1987).

Por otra parte, conviene hacer notar que los costos energéticos de la captura, manipulación e ingestión de sus presas por parte de los

saurios insectívoros son tan bajos en relación al valor energético de los artrópodos (menos de un 1%), que tales costos pueden ser ignorados en los estudios sobre ecología trófica (Pough y Andrews 1985), justificando la utilización de los contenidos calóricos brutos.

En este contexto se ha procedido a estudiar experimentalmente el comportamiento de captura de presas en *P. algirus*, obteniéndose estimas de los tiempos de manipulación correspondientes a distintos tipos y tamaños de presas. Independientemente, se obtuvieron muestras de la dieta y de la disponibilidad de presas potenciales (ver por ejemplo Stamps *et al.* 1981, Paulissen 1987, Lewis 1989, Díaz y Carrascal 1990b) con objeto de poder profundizar en el análisis de la selección de tamaños de presa. Se pretende así dar respuesta a las siguientes cuestiones concretas:

- comportamiento de captura de presas: ¿qué tipo de claves determinan la distancia de ataque?. ¿Cómo varía el tiempo de manipulación con la longitud y el peso de las presas?. ¿Existen diferencias atribuibles específicamente a los tipos de presas en lo que concierne al tiempo de manipulación?.

- rentabilidad de los tipos de presas: relaciones con el tamaño.

- selección de tamaños de presa: variaciones estacionales en el consumo y la disponibilidad de tipos; Influencia del tamaño (peso) medio de los tipos sobre la selección de tallas de presa dentro de dichos tipos. ¿Qué relación existe entre la selección de tamaños y la rentabilidad de los tipos?. ¿Se ajusta la estrategia manifestada por *P. algirus* a las predicciones de los modelos teóricos de construcción de una dieta óptima?. ¿Qué aspectos de la historia natural de *P. algirus* pueden contribuir a explicar la estrategia observada?.

MATERIAL Y METODOS

Experimentos de captura y manipulación de presas.- Los experimentos de captura y manipulación de presas se llevaron a cabo en la Estación Biogeológica de El Ventorrillo (Navacerrada) en Julio y Agosto de 1990. Los animales utilizados para los experimentos (adultos y subadultos; N = 15), capturados en el Soto de Viñuelas (Capítulos 3, 4 y 5), fueron alojados en terrarios al aire libre desde una semana antes del comienzo de los experimentos hasta el fin de los mismos. La base de los terrarios se recubrió con una capa de hojarasca de unos 5 cm de espesor para proveer a los reptiles con el sustrato sobre el que desarrollan habitualmente sus actividades. Durante la aclimatación y mantenimiento en cautividad se suministró a los animales agua y alimento *ad libitum* (artrópodos capturados en El Ventorrillo), ofreciéndoseles periódicamente la posibilidad de exponerse a la radiación solar. Dos días antes del comienzo de cada ronda de pruebas se interrumpía el suministro de alimento para tratar de homologar las condiciones iniciales de los experimentos.

En el momento de comenzar las pruebas, efectuadas siempre bajo condiciones de cielo despejado, se trasladaba el animal seleccionado como sujeto experimental a un terrario de 50 x 100 cm de base x 40 cm de altura, con paredes transparentes de metacrilato y techo formado por una malla que daba paso a la radiación solar e impedía la huida de los reptiles y de sus presas. A continuación se introducían de uno a tres artrópodos y se observaba la reacción de la lagartija; si al cabo de 5 min no se producía intento de captura, se procedía a ensayar con un nuevo individuo. Cada vez que se desencadenaba una reacción de captura, se registraban los siguientes datos:

Comportamiento de captura y selección de tamaños de presa

- tipo de presa (araña, ortóptero, coleóptero, larva de Insecto, díptero, hemíptero o formícido)
- distancia de ataque (± 1 cm), entre la cabeza del reptil y el punto de localización del artrópodo capturado en el momento de iniciarse el ataque.
- estado de movilidad (+/-) de la presa en el momento de iniciarse el ataque.
- tiempo de manipulación medido con un cronómetro digital (± 0.1 s), entre el momento de captura con las fauces y la deglución. En caso de haber períodos en que se interrumpía temporalmente el manejo de la presa, dichos períodos eran descontados del tiempo de manipulación.

Los pesos secos de los artrópodos ofrecidos fueron estimados mediante las ecuaciones alométricas de Díaz y Díaz (1990) tras haber medido con un calibre de acero (± 0.1 mm) las variables morfométricas pertinentes (Díaz y Díaz 1990). Los contenidos calóricos de cada taxón (cal/g de peso seco) se obtuvieron de las estimas de Cummins y Wuycheck (1971), calculándose en cada ensayo la rentabilidad energética bruta como cal/s de manipulación.

Selección de tamaños de presa en condiciones naturales.- La recogida de datos para el estudio de la selección de presas efectuada por *P. algirus* se llevó a cabo en Viñuelas (ver Capítulo 3 para una descripción detallada del área de estudio) del 18 al 25 de Abril de 1990 (de aquí en adelante primavera: comienzo de la estación reproductora) y del 12 al 16 de Junio de 1989 (de aquí en adelante primavera-verano: últimas semanas de actividad reproductora). Durante esas fechas se procedió a instalar una serie de trampas "pitfall" (35 en primavera y 54

en primavera-verano) espaciadas regularmente a intervalos de unos 15 m por el encinar y rellenas con una solución muy diluida de sulfato de cobre (veneno inodoro). Una vez terminado el período de muestreo, se vertía el contenido de las "pitfalls" en bolsas de plástico que eran trasladadas al laboratorio para la identificación y medida de los artrópodos caídos en las trampas. Aunque las diferencias de capturabilidad entre taxones de artrópodos afectan a la fiabilidad de las comparaciones de abundancia entre tipos de presas, el método es válido para comparar la abundancia de los taxones más frecuentes en distintas épocas de estudio y para estimar el tamaño (peso seco) de las presas disponibles.

Coincidiendo con los períodos en que las "pitfalls" permanecían abiertas, se capturaron 24 ejemplares de *P. algirus* en primavera y 25 en primavera-verano. Los animales capturados fueron sacrificados *in situ*, extrayéndoseles el tubo digestivo para su fijación en formol al 7%. Una vez en el laboratorio, se procedió a examinar los contenidos estomacales bajo una lupa binocular de 4 x 10 aumentos provista de un ocular micrométrico con precisión de ± 0.05 mm. Las presas consumidas se clasificaron a nivel de orden salvo en el caso de los formícidos, con características propias bien definidas que aconsejan su separación del resto de los himenópteros. La estima de pesos secos se realizó aplicando las ecuaciones alométricas de Díaz y Díaz (1990) a las medidas de los restos de larvas, coleópteros, arañas, ortópteros, hemípteros, hormigas y dípteros (e.g. cabezas, prosomas de arañas, élitros de coleópteros, mandíbulas de ortópteros, etc.). En el caso de los blátidos e himenópteros no formícidos, se utilizaron los ejemplares recogidos en las "pitfalls" para obtener, mediante el protocolo descrito por Díaz y Díaz (1990), las

siguientes ecuaciones alométricas (PS = peso seco en mg; AC = anchura de la cabeza en mm):

$$\text{BLATIDOS: PS} = 0.960 \cdot \text{AC}^{3.3375}$$

$$R^2 = 90.3 \%, N = 13, P < 0.001$$

$$\text{HIMENOPTEROS: PS} = 1.0303 \cdot \text{AC}^{1.2120}$$

$$R^2 = 49.9 \%, N = 17, P < 0.002$$

De este modo, fue posible estimar el peso seco del 95.6 % (153 de 160) de las presas capturadas en primavera y del 92.1 % (128 de 139) de las capturadas en primavera-verano.

Mediante un procedimiento similar se estimaron los pesos secos de las muestras de disponibilidad, seleccionando al azar un ejemplar de cada "pitfall" en el caso de los taxones mejor representados (hormigas, arañas y coleópteros) y mediante muestreo estratificado en los demás casos, con objeto de obtener suficiente número de estimas para cada tipo de presa.

La importancia de los distintos tipos de presas en la dieta de *P. algirus* se cuantificó por medio de su contribución porcentual a los contenidos estomacales de cada individuo (número de presas del taxón considerado en el *n*-ésimo estómago / número total de presas en dicho estómago).

Análisis de datos.— Las estimas del peso medio seco de las presas encontradas en los estómagos se efectuaron utilizando los valores medios correspondientes a cada uno de los tipos de presa (e.g. peso medio de las n_1 presas del tipo 1, n_2 presas del tipo 2, ..., n_i presas del tipo *i* en el estómago *X*; media correspondiente al estómago *X* = $\Sigma \text{media}_i / i$ tipos de presas). Esto se hizo para evitar problemas de pseudorreplicación (Hurlbert 1984), que afectarían a la inferencia estadística derivada de la

Inclusión en el análisis de las presas consumidas con distribuciones claramente contagiosas (*i.e.*, muchos ejemplares en unos pocos estómagos: larvas, hormigas, etc.). Las comparaciones entre pesos secos consumidos y disponibles se llevaron a cabo utilizando métodos no paramétricos (test de Mann-Whitney).

El grado de selección respecto al tamaño se cuantificó mediante el porcentaje de incremento del peso medio consumido (c) respecto del peso medio disponible (d):

$$\% \text{ INCREMENTO} = ((c-d)/d) \cdot 100$$

Debido a la falta de independencia entre las variables "tamaño medio disponible" e "incremento porcentual del peso de lo consumido respecto al peso de lo disponible", se recurrió a la construcción de un modelo neutro que permitiese discernir las componentes de variación y asociación atribuibles a la propia estructura matemática de los datos, del patrón de selección resultante de la estrategia manifestada por *P. algirus*. A tal efecto, se diseñó un programa BASIC mediante el cual se obtuvieron al azar unos valores que simulaban los pesos secos medios de los artrópodos disponibles y consumidos para 9 tipos de presa en dos estaciones (17 estimas debido a que los ortópteros, muy escasos durante la primavera, no fueron consumidos en esa estación). Los valores medios simulados se aceptaron sólo en el supuesto de que estuvieran comprendidos dentro del rango de variación real de las presas consumidas y disponibles. Para cada par de estimas de tamaños medios (disponible y consumido) se obtuvo el incremento porcentual del peso medio consumido respecto del peso medio disponible. Los porcentajes simulados se aceptaron sólo si sus valores quedaban comprendidos dentro del rango de variación observado. Posteriormente se correlacionó mediante un modelo potencial (log-log) el

porcentaje de incremento con el tamaño medio disponible. El proceso de simulación al azar - correlación se repitió 100 veces, obteniéndose cien modelos de regresión potencial con $n=17$, en base a los cuales se pudo calcular la media de los coeficientes de correlación y de los estadísticos de regresión (pendiente y ordenada en el origen). Estos valores simulados se compararon mediante un test de la t con los valores del modelo observado (ver Resultados).

TABLA 6.1.- Distancias de ataque de *P. algirus* a siete tipos de presa (en cm), y considerando si la presa se movía o no al inicio del ataque.

	\bar{x}	sd	n
Taxones			
Arácnidos	6.56	4.33	9
Coleópteros	10.76	9.47	17
Dípteros	16.55	13.84	20
Formícidos	9.50	6.24	10
Hemípteros	5.95	7.02	20
Larvas	16.60	13.38	25
Ortópteros	12.32	10.77	19
Movimiento			
Quietas	8.96	10.99	53
Moviéndose	14.32	10.99	65

RESULTADOS

Experimentos de captura y manipulación

Se registraron en total 123 respuestas de ataque, de las cuales 112 condujeron finalmente a la deglución de la presa ofrecida. Los distintos tipos de presa difieren en las distancias de ataque ($F_{6,113} = 2.95$, $P = 0.01$). La distancia de ataque también varía significativamente dependiendo

de si al iniciarse el ataque la presa se mueve o se encuentra inmóvil ($F_{1,116} = 10.15$, $P = 0.002$); las presas que se movían eran atacadas a mayores distancias que las capturadas estando quietas (Tabla 6.1). Por otra parte, el tamaño (longitud) de las presas también influye sobre la distancia de ataque (Tabla 6.2: coeficiente de covariación = 0.446), lo que en parte contribuye a explicar las diferencias encontradas entre tipos de presas. Sin embargo, y como puede verse en la Tabla 6.2 (ANCOVA de clasificación doble con la longitud de la presa como covariante y el tipo de presa y estado de movilidad como factores de clasificación), la distancia de ataque sigue difiriendo entre los siete tipos de presas una vez excluidos los efectos de la talla y de la movilidad. A movilidad y talla constante, los dípteros y larvas son atacados a las mayores distancias, mientras que las menores distancias de ataque corresponden a hemípteros y ortópteros.

TABLA 6.2.- ANCOVA de clasificación doble con la distancia de ataque como variable de estudio, la longitud de la presa como covariante y el tipo de presa y estado de movilidad (+/-) como factores de clasificación.

	g.l.	MS	F	p
Covariante (coef. = 0.446)				
Longitud de la presa	1	9.696	5.270	0.0237
Efectos principales				
Movilidad de la presa	1	15.878	8.631	0.0041
Tipo de presa	6	4.651	2.528	0.0253
Interacción factorial				
Movilidad x Tipo	6	0.480	0.261	0.9537
Residuos	103	1.840		

TIEMPO DE MANIPULACION

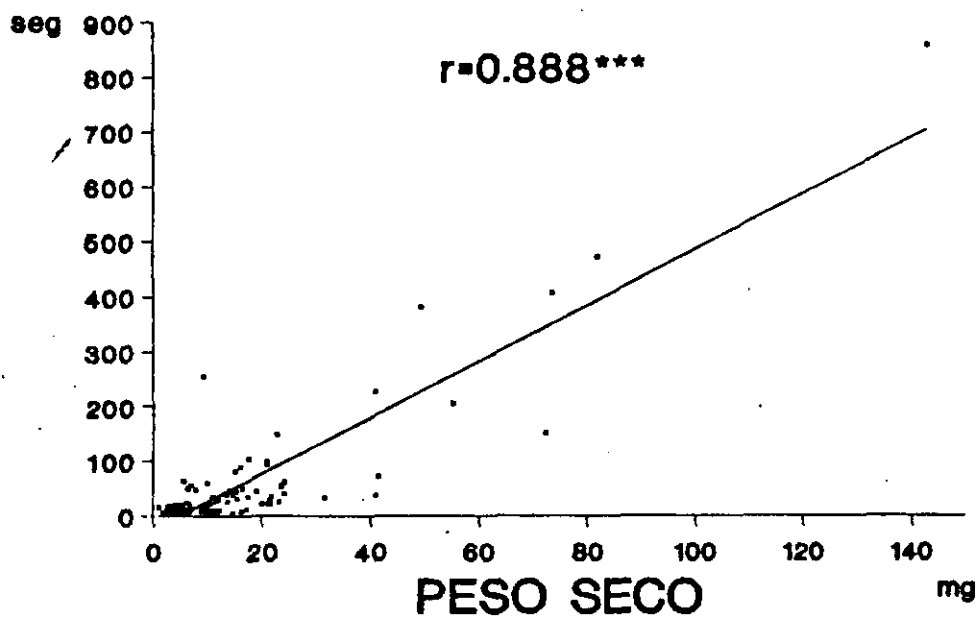
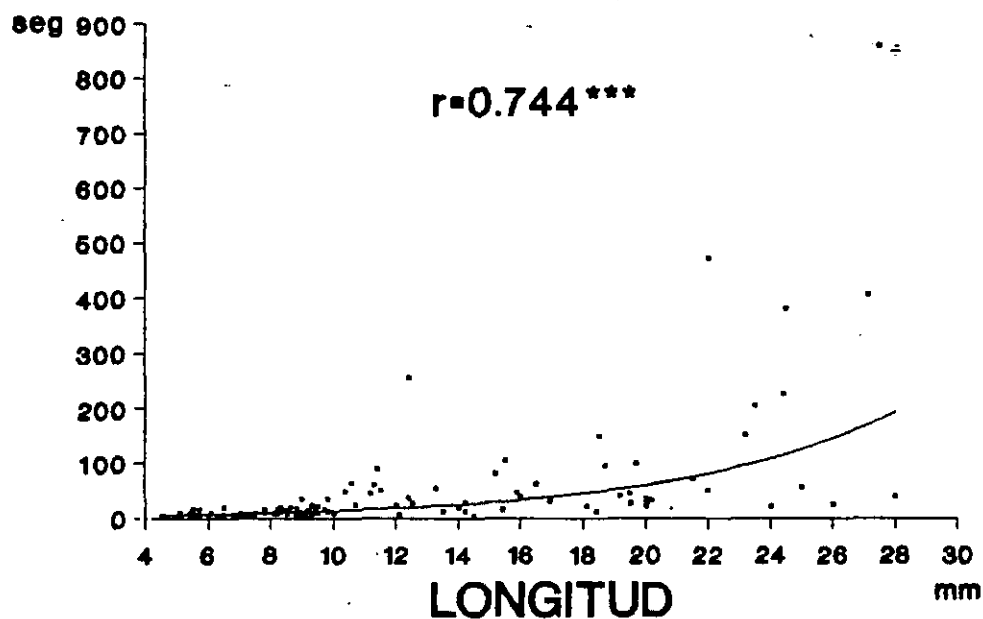


FIGURA 6.1.- Relación entre el tiempo de manipulación de las presas capturadas y la longitud y peso seco de las mismas.

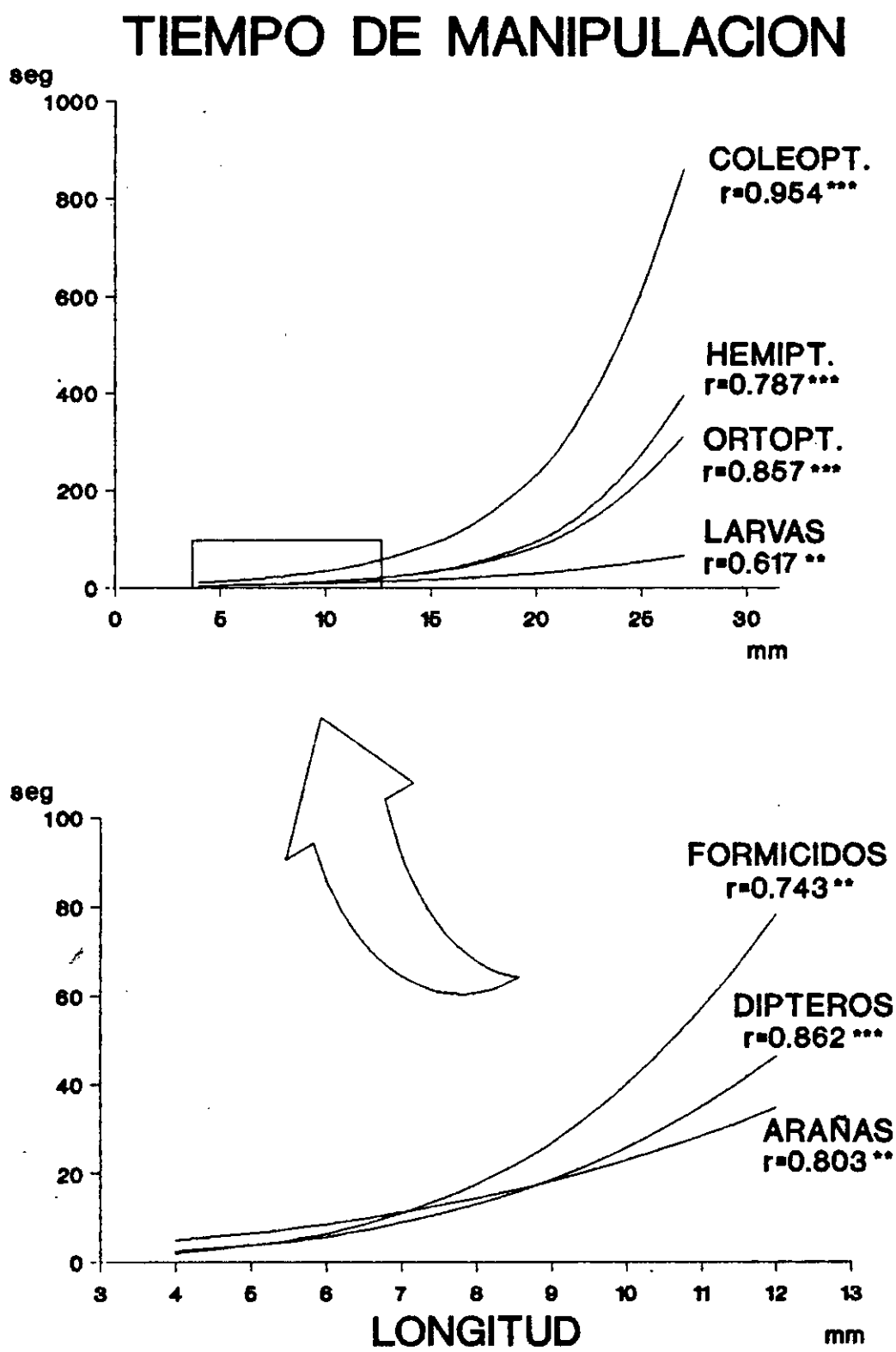


FIGURA 6.2.- Relación entre tiempo de manipulación y longitud de las presas capturadas según taxones (tipos) de presas.

El tiempo de manipulación de las presas crece exponencialmente con la longitud de éstas ($r = 0.744$, $n = 112$, $p < 0.001$); con el peso, sin embargo, varía linealmente ($r = 0.888$, $n = 112$, $p < 0.001$; Fig. 6.1), como cabría esperar dada la relación alométrica existente entre peso y longitud. La relación exponencial entre talla de las presas y tiempo de manejo se mantiene al considerar cada tipo de presa por separado (Fig. 6.2). Efectuando un ANCOVA para excluir el efecto de las diferencias de tamaño, con el tiempo de manejo como variable de estudio y el tipo de presa como factor de clasificación, se obtiene que el costo de manipulación difiere significativamente entre los siete tipos de presas ($F_{6,104} = 14.08$, $P < 0.0001$). A igualdad de talla los coleópteros y formícidos son los tipos de presa que más tiempo requieren para su manipulación (residuos medios de 0.95 y 0.46 s por mm de presa, respectivamente), mientras que las larvas y hemípteros son los tipos que menos tiempo exigen (residuos medios de -0.40 y -0.71 s por mm de presa, respectivamente).

TABLA 6.3.- Correlaciones exponenciales entre rentabilidad energética bruta (cal/s) y talla de las presas (mm).

	r	p	n
Arácnidos	0.478	0.162	10
Coleópteros	-0.467	0.093	14
Dípteros	-0.251	0.300	19
Formícidos	-0.306	0.360	11
Hemípteros	0.344	0.162	18
Larvas	-0.355	0.114	21
Ortópteros	-0.283	0.241	19

Considerando el rendimiento energético de cada tipo de presa (Cummins y Wuycheck 1971) se calculó la rentabilidad energética bruta de

cada presa consumida (cal/s). La rentabilidad no se correlaciona significativamente con la talla de las presas ni considerando el conjunto de todas las presas (modelo exponencial: $r = -0.132$, $n = 112$, $P = 0.165$) ni con cada tipo de presa por separado (Tabla 6.3). Aunque ninguna correlación resulta significativa, se obtiene, en general, una tendencia hacia correlaciones negativas (a mayor tamaño menor rentabilidad bruta). En la Figura 6.3 se ilustran los valores medios de rentabilidad para cada tipo de presa. La rentabilidad energética bruta difiere significativamente entre los siete tipos de presa ($F_{6,105} = 20.26$, $P < 0.001$). Mediante una serie de tests *a posteriori* (Tukey) entre pares de tipos, se comprueba que los hemípteros son el tipo de presa con mayor rentabilidad bruta, seguidos por arañas y larvas (tipos cuyos valores medios no difieren significativamente entre sí), ortópteros, dípteros y coleópteros (que constituyen el segundo grupo con medias homogéneas) y, finalmente, hormigas, que constituyen el tipo menos rentable.

Los residuos de la distancia de ataque obtenidos al excluir el efecto de la talla de las presas y de su movilidad no se correlacionan significativamente con la rentabilidad de las presas ($r = -0.181$, $n = 7$, $P = 0.698$).

Selección de tamaños de presa en condiciones naturales

La disponibilidad de presas potenciales aumenta significativamente de primavera ($\bar{x} = 11.8$ presas/trampa/ semana) a primavera-verano ($\bar{x} = 38.9$ presas/trampa/semana; test de Mann-Whitney: $Z = 7.07$, $P < 0.001$), sin que varíe significativamente el número de presas por estómago (valores medios correspondientes a primavera y primavera-verano de 6.7 y 5.6 presas/estómago, respectivamente; $Z = 0.94$, $P > 0.3$).

RENTABILIDAD ENERGETICA

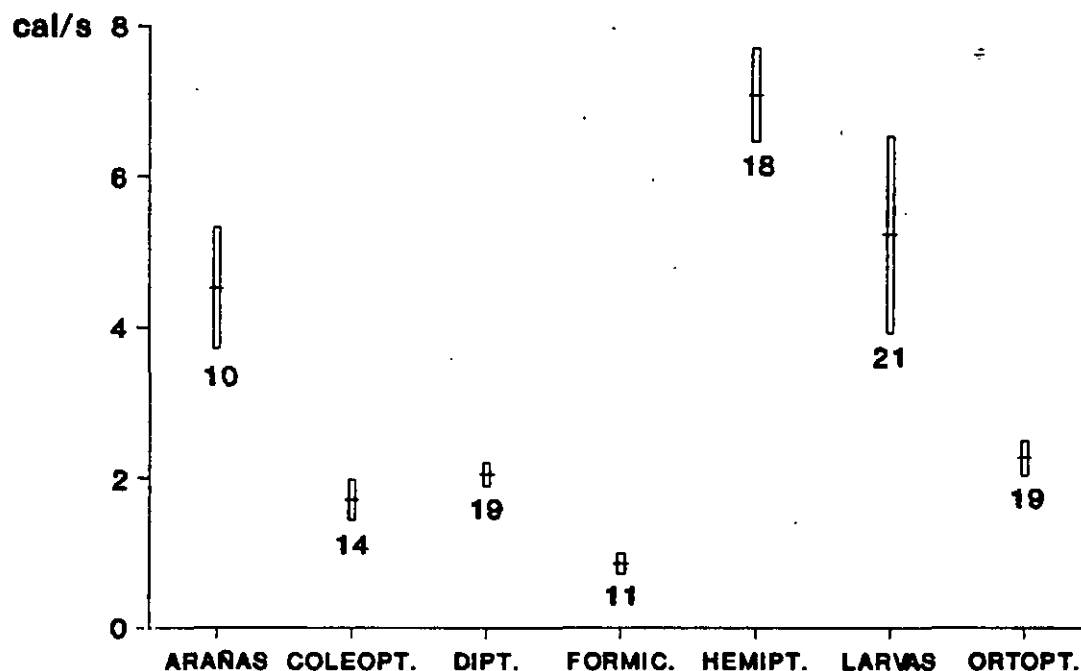


FIGURA 6.3.- Rentabilidad energética en cal/s (media \pm un error estándar) de los distintos tipos de presas.

En las Tablas 6.4 y 6.5 se muestra la variación temporal en la disponibilidad y consumo de los nueve taxones considerados (los siete utilizados en los experimentos de manipulación más blátidos e himenópteros, con porcentajes elevados de incorporación a la dieta que justifican su inclusión en el análisis). La abundancia de arañas, coleópteros, hormigas, hemípteros e himenópteros no formícidos aumenta de primavera a primavera-verano, mientras que disminuye la disponibilidad de dípteros y larvas (Tabla 6.4). La depredación efectuada por *P. algirus* sobre coleópteros y ortópteros aumenta de primavera a primavera-verano, rastreando los cambios en la disponibilidad de dichos taxones (la ausencia

de significación en el caso de los ortópteros debe probablemente atribuirse a su escasa probabilidad de caer en las "pitfalls" en comparación con otros taxones); análogamente, disminuye el consumo de larvas y dípteros (Tabla 6.5). Parece, por tanto, que la rentabilidad energética de los distintos taxones no afecta a las relaciones entre cambios en la disponibilidad y cambios en el consumo. Así, el consumo de las presas más y menos rentables (hemípteros y hormigas respectivamente) se mantiene estable ($P > 0.8$ en ambos casos) al margen de los incrementos que experimenta su abundancia ($P < 0.005$ en ambos casos), mientras que el consumo de otros tipos de presas con rentabilidades tanto altas (e.g. larvas) como bajas (e.g. dípteros y coleópteros) rastrea los cambios temporales en su disponibilidad.

TABLA 6.4.- Disponibilidad de presas (número/trampa/semana) y cambios temporales en su abundancia (resultados del test de Mann-Whitney).

	PRIMAVERA			PRIMAVERA-VERANO			Z	p
	\bar{x}	sd	n	\bar{x}	sd	n		
Arácnidos	1.83	1.65	35	12.06	9.37	54	7.06	0.000
Blátidos	0.14	0.36	35	0.10	0.40	54	1.26	0.207
Coleópteros	1.54	1.72	35	3.56	4.04	54	2.33	0.020
Dípteros	0.71	1.05	35	0.13	0.46	54	3.86	0.000
Formícidos	5.69	5.48	35	19.83	12.47	54	6.07	0.000
Hemípteros	0.20	0.47	35	2.07	7.20	54	2.98	0.003
Himenópteros	0.09	0.37	35	0.39	0.81	54	1.90	0.060
Larvas	0.40	0.65	35	0.23	0.59	54	1.88	0.060
Ortópteros	0.03	0.17	35	0.16	0.51	54	1.20	0.230

En consecuencia, y puesto que la selección de presas atendiendo a su identidad taxonómica no parece revelar ninguna estrategia bien

TABLA 6.5.- Media y desviación típica de la contribución porcentual de los distintos tipos de presas a la dieta de *P. algirus* (número de individuos del taxón considerado en el *i*-ésimo estómago / número total de presas en dicho estómago) y cambios temporales en su consumo (resultados del test de Mann-Whitney).

	PRIMAVERA			PRIMAVERA-VERANO			Z	p
	\bar{x}	sd	n	\bar{x}	sd	n		
Arácnidos	11.4	17.9	24	18.2	25.4	25	0.68	0.499
Blátidos	10.8	23.4	24	5.3	10.5	25	0.53	0.597
Coleópteros	3.6	7.5	24	26.8	22.3	25	3.93	0.000
Dípteros	9.4	13.6	24	2.4	5.7	25	2.17	0.030
Formícidos	2.6	7.0	24	2.9	7.7	25	0.23	0.818
Hemípteros	12.0	12.8	24	12.2	14.3	25	0.09	0.924
Himenóptera	16.0	27.8	24	5.3	10.0	25	1.38	0.168
Larvas	30.0	25.8	24	12.4	13.6	25	2.44	0.015
Ortópteros	0.0	0.0	24	6.2	10.1	25	2.97	0.003

definida, se ha procedido a analizar la selección de tamaños de presa y su variación en las dos épocas de estudio. Las Tablas 6.6 y 6.7 muestran los cambios temporales en el tamaño (peso seco) de las presas consumidas y disponibles y la Tabla 6.8 muestra los resultados de los tests de Mann-Whitney comparando tallas consumidas y tallas disponibles. El peso seco de las presas consumidas es mayor que el de las presas disponibles para todos los tipos de presas excepto para coleópteros y hormigas en ambas estaciones y para ortópteros considerando la muestra total (Tabla 6.8). Aunque considerando cada taxón por separado la variación estacional en el tamaño de los artrópodos (disponibles y consumidos) es en general escasa, considerando las muestras totales las presas consumidas en primavera-verano son de mayor tamaño que las consumidas en primavera ($Z = 3.28$, $P = 0.001$; ver Figura 6.4); sin embargo, el tamaño (peso seco) de las presas

disponibles no varía significativamente de primavera a primavera-verano ($Z = 1.09$, $P > 0.25$; Fig. 6.4). Por tanto, la selección de tamaños es más acusada en la época en que la abundancia de presas es mayor.

TABLA 6.6.- Pesos (media y desviación estándar) de las presas disponibles en Primavera y Primavera-Verano, y resultados de los tests de Mann-Whitney.

	PRIMAVERA			PRIMAVERA-VERANO			Z	p
	\bar{x}	sd	n	\bar{x}	sd	n		
Arácnidos	4.84	7.17	25	7.10	7.60	46	1.60	0.109
Blátidos	2.38	2.20	5	2.17	2.10	3	0.30	0.766
Coleópteros	25.42	49.45	17	10.15	22.63	40	0.56	0.577
Dípteros	0.25	0.28	17	0.19	0.21	4	0.22	0.823
Formícidos	1.90	2.56	29	2.07	3.44	53	0.37	0.709
Hemípteros	1.11	0.45	7	1.47	1.37	30	0.25	0.800
Himenópteros	0.28	0.02	3	0.94	0.24	12	2.53	0.012
Larvas	2.28	2.67	14	9.38	5.66	6	2.57	0.010
Ortópteros	1.84	-.--	1	27.36	23.86	4	2.008	0.045

TABLA 6.7.- Pesos (media y desviación estándar) de las presas consumidas en Primavera y Primavera-Verano, y resultados de los tests de Mann-Whitney.

	PRIMAVERA			PRIMAVERA-VERANO			Z	p
	\bar{x}	sd	n	\bar{x}	sd	n		
Arácnidos	7.73	4.06	10	7.09	7.70	9	1.18	0.236
Blátidos	5.14	2.67	6	8.11	3.43	5	1.38	0.170
Coleópteros	7.11	3.76	6	9.79	14.29	19	0.54	0.590
Dípteros	2.08	1.23	10	2.44	2.34	4	0.00	0.999
Formícidos	1.61	1.97	3	2.49	0.84	3	0.44	0.663
Hemípteros	5.72	5.69	12	11.59	14.00	13	0.95	0.340
Himenópteros	2.14	0.48	8	2.31	0.41	5	0.37	0.714
Larvas	5.99	3.80	16	11.32	5.28	10	2.29	0.022
Ortópteros	-.--	-.--	-	15.30	11.56	6	-.-	-.---

Comportamiento de captura y selección de tamaños de presa

TABLA 6.8.- Selección de tamaños de presa (mg de peso seco) comparando los pesos consumidos (C) con los pesos disponibles (D). Los números hacen referencia a los resultados del test de Mann-Whitney. Para los valores medios y tamaños muestrales ver las Tablas 6.7 y 6.8.

	PRIMAVERA		PRIMAVERA-VERANO		TOTAL	
	Tendencia	P	Tendencia	P	Tendencia	P
Arácnidos	C > D	0.014	C > D	0.759	C > D	0.089
Blátidos	C > D	0.083	C > D	0.074	C > D	0.007
Coleópteros	C ≈ D	0.972	C ≈ D	0.129	C ≈ D	0.180
Dípteros	C > D	0.000	C > D	0.061	C > D	0.000
Formícidos	C ≈ D	0.897	C ≈ D	0.109	C ≈ D	0.301
Hemípteros	C > D	0.057	C > D	0.000	C > D	0.000
Himenópteros	C > D	0.019	C > D	0.002	C > D	0.000
Larvas	C > D	0.001	C ≈ D	0.356	C > D	0.003
Ortópteros	-----	-----	-----	-----	C ≈ D	0.927

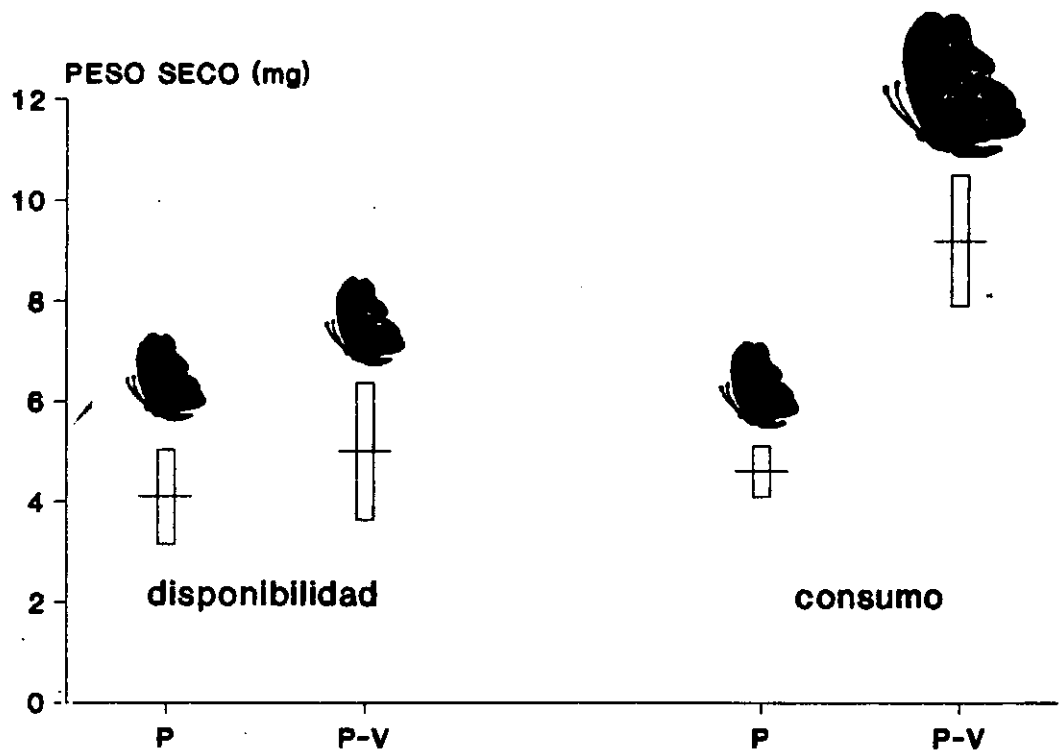


FIGURA 6.4.- Variación temporal (primavera, P, vs. primavera-verano, P-V) del tamaño (peso seco) medio de los artrópodos disponibles y consumidos por *P. algirus*.

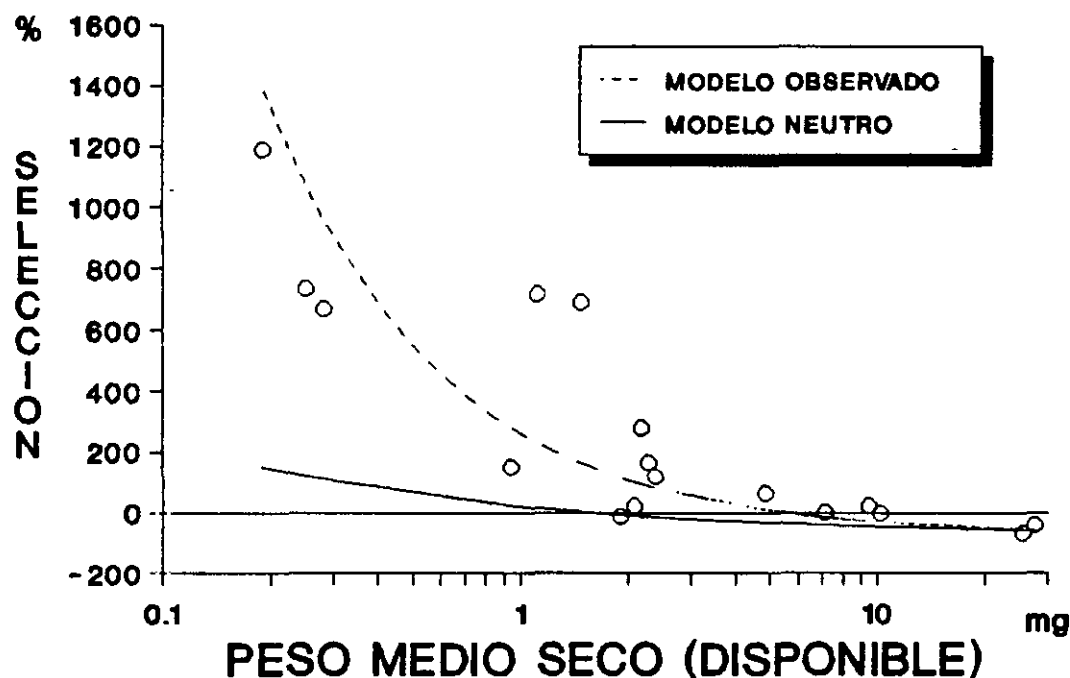


FIGURA 6.5.- Modelos potenciales (log-log) que relacionan la selección de tamaños de presa (porcentaje de incremento del peso medio consumido respecto del peso medio disponible) con su tamaño medio (peso seco disponible), considerando nueve tipos de presas en dos estaciones ($N = 17$ porque los ortópteros no fueron consumidos en primavera). En trazo continuo, se representa el modelo observado; en trazo discontinuo, el modelo neutro obtenido como promedio de cien simulaciones al azar (ver Material y Métodos).

El porcentaje de incremento del peso medio consumido respecto del disponible para cada taxón en las dos estaciones (ver Material y Métodos) se correlaciona significativamente con la talla media (disponible) de cada tipo de presa ($r = -0.847$, $n = 17$, $P < 0.001$). El coeficiente de correlación observado no difiere del obtenido por azar en el modelo neutro ($t = 1.28$, $P > 0.2$, test de Hotelling para coeficientes de correlación), aunque los estadísticos de regresión observados (ordenada en el origen y pendiente) son mayores que los asociados al modelo neutro (ordenada en el origen: t

= 5.25, $P < 0.001$; pendiente: $t = 2.561$, $P = 0.023$; Figura 6.5). Puede por tanto afirmarse que, a igualdad de tamaños medios disponibles, *P. algirus* selecciona el tamaño de las presas que consume con más intensidad de lo que cabría esperar por azar. Además, a medida que disminuye el peso medio de los tipos de presas, la intensidad de selección aumenta más acusadamente de lo que cabría esperar por azar. Es decir, la estrategia de selección adoptada por *P. algirus* supone de hecho seleccionar activamente los individuos mayores dentro de los taxones menos voluminosos, y hacerlo de modo tanto más intenso cuanto menor es el peso medio disponible de los tipos de presa.

Los residuos del modelo de regresión anterior (indicativos del grado de selección manteniendo constante el tamaño medio disponible de los tipos de presa) se correlacionan significativamente con la rentabilidad energética bruta ($r = 0.693$, $n = 13$, $p < 0.01$; no se incluyen blátidos e himenópteros por falta de estimas de rentabilidad). Es decir, a igualdad de biomasa aportada, la selección de tamaños de presa es tanto más acusada cuanto más rentable energéticamente es el tipo de presa sobre el que dicha selección se ejerce. Efectuando un ANCOVA para excluir el efecto de la rentabilidad (covariante), se obtiene que la selección de tallas es más acusada en primavera-verano que en primavera ($F_{1,10} = 6.10$, $P = 0.033$; Figura 6.6). Puesto que la principal diferencia entre ambas épocas consiste en el aumento de la abundancia de artrópodos que tiene lugar en primavera-verano, el resultado obtenido puede atribuirse al efecto de la disponibilidad; al aumentar la disponibilidad, el grado de selección aumenta.

SELECCION

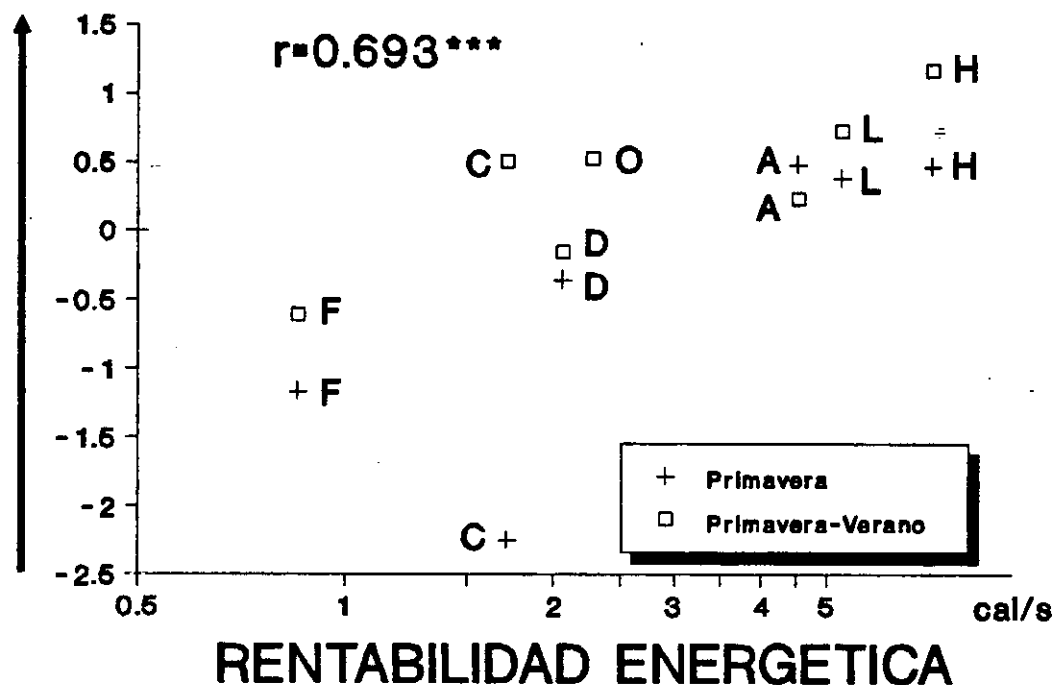


FIGURA 6.6.- Selección de tamaños excluyendo los efectos del peso seco de las presas (residuos del modelo log-log de la Figura 6.5) en función de su rentabilidad energética en dos épocas de estudio (primavera y primavera-verano).

DISCUSION

La variación de la distancia de ataque en *P. algirus* parece responder a claves de discriminación relacionadas con la morfología (tamaño) y comportamiento (movilidad) de las presas ofrecidas. Estudios efectuados en el laboratorio con la rana insectívora *Hyla cinerea* (Freed 1980, 1982 y 1988) demuestran que la selección de presas en encuentros simultáneos y la velocidad de respuesta se relacionan positivamente con el tamaño de las presas y su frecuencia e intensidad de locomoción. Resulta evidente que, siendo *P. algirus* un depredador orientado visualmente, el tamaño contrarresta el efecto de la distancia (a igual distancia, la detectabilidad aumenta con el tamaño); de modo similar, el movimiento debe

también atraer la atención de las lagartijas. Parece, por tanto, que la distancia de ataque informa sobre cuán fácilmente se detecta una presa, no sobre su rentabilidad energética, siendo necesarios ulteriores estudios para esclarecer el sentido biológico de las claves visuales utilizadas (e.g. Freed 1988).

La relación observada entre tiempo de manipulación y longitud de las presas se ajusta a un modelo potencial (Sherry y McDade 1982, Pough y Andrews 1985). No obstante, y a pesar de que los distintos tipos de presa difieren en su tamaño medio, existen diferencias en los tiempos de manipulación no atribuibles al tamaño (ver Resultados). Los tipos que, a igual longitud, requieren más tiempo para su manipulación (hormigas y coleópteros), se caracterizan por presentar un fuerte desarrollo del exoesqueleto quitinoso (ver más abajo), mientras que las larvas, a las que corresponden tiempos de manejo cortos en relación a su tamaño, son presas de cuerpo blando y con bajo contenido en quitina. La rentabilidad, sin embargo, no varía con la longitud de las presas. Es decir, el incremento de la energía aportada al aumentar el tamaño se ve contrarrestado por el aumento del tiempo requerido para la captura y deglución de las presas mayores. La tendencia observada hacia correlaciones negativas indica que el tiempo de manipulación aumenta con la longitud más rápidamente que el peso y, en consecuencia, contenido en calorías (Sherry y McDade 1982). En consecuencia, el supuesto habitualmente asumido de que el valor energético de las presas de los insectívoros aumenta con el tamaño (Schoener 1971, Werner 1974) puede resultar erróneo en ausencia de datos sobre tiempos de manipulación (Pough y Andrews 1985). De hecho, el tiempo de manipulación a talla constante parece ser la variable que mejor explica las diferencias

encontradas en los valores de rentabilidad característicos de cada tipo: las presas menos rentables (hormigas, coleópteros: Fig. 6.3) son las que, independientemente de su tamaño, más tiempo de manipulación exigen (Fig. 6.2); las más rentables, en general (arañas, larvas y, en menor medida, hemípteros), requieren tiempos de manejo comparativamente más cortos. A esto se añade que el contenido relativo en quitina, además de condicionar los tiempos de manipulación a talla constante, constituye un factor limitante para la digestión (Skoczylas 1978) y asimilación (Jaeger y Barnard 1981) de las presas de los insectívoros, lo que vendría a reforzar su efecto negativo sobre la rentabilidad a corto-medio plazo (Jaeger y Barnard 1981).

Las predicciones básicas de los modelos OFT basados en la maximización de la tasa de ingestión de energía ("Optimal Foraging Theory"; revisiones en Pyke et al. 1977, Krebs 1978, Pyke 1984, Stephens y Krebs 1986) sobre relaciones entre rentabilidad, abundancia y selección de presas, no parecen cumplirse en el caso de *P. algirus*. Así, si la abundancia de las presas más rentables fuera baja, el depredador debería mostrarse poco selectivo, mientras que si dicha abundancia fuera alta, el depredador debería ignorar las presas menos rentables (Charnov 1976, Krebs et al. 1977). Sin embargo, a pesar de que la rentabilidad es en general mayor para las presas de menor tamaño (ver Pough y Andrews 1985, y el predominio de correlaciones negativas en los Resultados), y de que éstas son las más abundantes en el área de estudio (Díaz y Carrascal 1990b), siguiendo la tendencia general de las entomofaunas propias de climas templados (Schoener y Janzen 1968), *P. algirus* tiende a seleccionar las presas de mayor tamaño (Tabla 6.8, Díaz y Carrascal 1990b). Además, tampoco a nivel de tipos de presas la rentabilidad energética de los

distintos taxones afecta a las relaciones entre cambios temporales en la disponibilidad y cambios en el consumo (ver Resultados).

Estas discrepancias podrían ser debidas a restricciones de nutrientes que hicieran aconsejable mantener una dieta equilibrada (Westoby 1974 y 1978); de hecho, existe evidencia acerca del diferente valor nutritivo de los distintos tipos de artrópodos y sobre el carácter adaptativo de la diversificación de la dieta en depredadores estrictamente insectívoros (Miyashita 1968, Greenstone 1979). Al menos dos trabajos (Stamps *et al.* 1981, Eason 1990) parecen indicar que tales mecanismos operarían también entre los saurios. Sin embargo, la optimización del contenido en nutrientes en base a una dieta equilibrada predice que los tipos de presas deberían consumirse en proporción aproximadamente equivalente a lo largo del tiempo, con independencia de los cambios temporales que pudieran afectar a la disponibilidad (Stamps *et al.* 1981). Los resultados obtenidos contradicen esta predicción, ya que el porcentaje de consumo de 4 de los 9 tipos cambia significativamente de primavera a primavera-verano (Tabla 6.5).

La otra alternativa posible es que la maximización de la energía obtenida por unidad de tiempo de manejo no sea la variable a optimizar por parte de las lagartijas (Pough y Andrews 1985). En este sentido, los insectívoros ectotermos presentan requerimientos energéticos un orden de magnitud menores que los de los endotermos de similar tamaño (Bennett y Nagy 1977, Pough 1980), a lo que se añaden las menores necesidades energéticas debidas al pequeño tamaño de la mayor parte de los anfibios y reptiles (Pough 1980). Si, en cambio, el tamaño de las presas consumidas fuera la variable a optimizar, esto explicaría la tendencia habitualmente observada a seleccionar presas relativamente grandes (Pianka 1969,

Roughgarden 1972, Van Devender 1977, Díaz y Carrascal 1990b para *P. algirus* en el área de estudio). En este supuesto, además, la rentabilidad de los tipos de presa desempeñaría un papel importante matizando la selección de tamaños conforme a las predicciones de los modelos OFT (Fig. 6.6): la selección sería mayor en el caso de las presas menores (y previsiblemente más abundantes); a igualdad de talla, afectaría de modo más acusado a los tipos de presa energéticamente más rentables; y se manifestaría con mayor intensidad en la época en que la abundancia de presas es mayor (primavera-verano; Figs. 6.4 y 6.6).

¿A qué puede deberse el carácter ventajoso de la selección de las presas mayores no siendo éstas las más rentables?. Pough y Andrews (1985) suministran un argumento especulativo que resulta sumamente consistente con los resultados obtenidos en este Capítulo. El contenido energético absoluto (que es, obviamente, función del peso) puede resultar más importante que la rentabilidad cuando existe un equilibrio de presiones entre el riesgo de depredación y la obtención de energía (Sih 1980, Werner *et al.* 1983). El consumo de presas pequeñas requiere realizar muchas capturas; si, por otra parte, el riesgo de que las lagartijas sean detectadas por sus potenciales depredadores depende del número de veces que efectúan movimientos bruscos de captura más que del tiempo invertido en manipular las presas capturadas, no es de extrañar que se seleccionen las presas mayores. Esta estrategia de minimización del movimiento coincidiría además con los resultados obtenidos a propósito de la influencia de la disponibilidad trófica sobre la abundancia de *P. algirus* (Capítulo 2), la selección de orientaciones para la termorregulación (Capítulo 4) y el efecto de la actividad sobre la supervivencia (Capítulo 5).

CONCLUSIONES

1.- La distancia de ataque en condiciones experimentales responde a claves de carácter visual, relacionándose inversamente con el tamaño medio y la movilidad de los tipos de presa.

2.- El tiempo de manipulación aumenta exponencialmente con la longitud y linealmente con el peso de las presas ofrecidas; las diferencias atribuibles específicamente a los tipos de presa parecen relacionadas con el contenido en quitina de dichos tipos.

3.- La rentabilidad no se correlaciona con el peso, aunque se detecta una tendencia hacia correlaciones negativas.

4.- La selección (consumo vs. disponibilidad) de tamaños de presa en condiciones naturales se relaciona inversamente con el tamaño medio de los tipos a que dicha selección afecta; a talla constante, la selección es tanto mayor cuanto mayor es la rentabilidad energética de los tipos.

5.- A igualdad de todos los demás factores, la selección de tamaños es más acusada en la época en que la disponibilidad trófica es mayor.

6.- Los resultados obtenidos contradicen, en general, las predicciones de los modelos teóricos basados en la maximización de la tasa de ingestión de energía y en las restricciones de nutrientes. Parece más bien que la estrategia manifestada por *P. algirus* utiliza el tamaño de las presas como variable a maximizar atendiendo a la rentabilidad de los tipos de presa pero sobre todo buscando minimizar el número de capturas, los movimientos requeridos para efectuar éstas y el riesgo de depredación asociado a dichos movimientos.

CONCLUSIONES

- 1.- La distribución regional de la Lagartija Collarga responde a factores estructurales (desarrollo del estrato arbustivo entre 20 y 30 cm de altura) y tróficos (disponibilidad de presas potenciales) cuyo efecto sobre la abundancia de *P. algirus* se ejerce a través de mecanismos autoecológicos (e.g. oportunidades para la termorregulación, defensa antipredatoria y minimización de los movimientos requeridos para la búsqueda y captura de las presas).
- 2.- La termorregulación en esta especie se lleva a cabo mediante pautas comportamentales que suponen controlar la frecuencia y duración de los períodos de exposición al sol; la variación temporal del comportamiento termorregulador es consistente con las tasas esperadas de intercambio de calor, de modo que la igualación de las tasas de calentamiento y enfriamiento desencadena un cambio en la estrategia utilizada, con una mayor frecuencia de pautas de soleamiento más cortas. Los resultados sugieren que el movimiento al azar respecto a los parches sol-sombra del entorno puede ser utilizado por los reptiles heliótermos como un mecanismo de termorregulación.
- 3.- La termorregulación comportamental efectuada por *P. algirus* lleva aparejados cambios predecibles en la distribución espacial de los animales, que afectan a la orientación seleccionada en torno a las manchas de vegetación que suministran sombra y refugio. A lo largo del día, las orientaciones seleccionadas son siempre las situadas en la dirección del sol, lo que permite a las lagartijas exponerse a la radiación solar minimizando la distancia a la vegetación y, en consecuencia, el riesgo de depredación; de hecho, la selección de las

orientaciones adecuadas se asocia a una mayor probabilidad de supervivencia.

4.- El máximo desarrollo de la coloración sexual de la garganta y lados de la cabeza lo alcanzan sólo los machos más grandes, que, en uno de los dos años de estudio, se muestran más activos que los machos menores y menos encelados, cubren áreas de campeo mayores que las de éstos, solapan más hembras y las cortejan más frecuentemente. Sin embargo, los niveles de actividad incrementados determinan una menor probabilidad de supervivencia interanual. Parece por tanto haber un equilibrio entre presiones selectivas de signo opuesto cuya intensidad de actuación variaría según las condiciones de cada estación reproductora.

5.- A pesar de que la rentabilidad energética de las presas consumidas por *P. algirus* no aumenta con su tamaño, la selección del tamaño de las presas es función inversa del tamaño medio de los tipos de presa disponibles, y sólo si se excluye el efecto del tamaño medio, se obtiene que la selección de tamaños es proporcional a la rentabilidad energética de los tipos; esta selección se ejerce más acusadamente en la época en que la disponibilidad trófica es mayor. Los resultados se ajustan a los modelos teóricos sólo si se acepta que la variable a optimizar es el tamaño de las presas consumidas en vez de su rentabilidad, lo que sugiere una estrategia de minimización del número de capturas, movimientos requeridos y riesgo de depredación asociado.

BIBLIOGRAFIA

- ADOLPH, S.C. (1990). Influence of behavioral thermoregulation on microhabitat use by two *Sceloporus* lizards. *Ecology* 71: 315-327.
- AL-SADOON, M.K., y SPELLERBERG, I.F. (1985). Effect of temperature on the oxygen consumption of lizards from different climatic regions. *Amphibia-Reptilia* 6: 241-258.
- ANDREWS, R.M., y RAND, A.S. (1983). Limited dispersal of juvenile *Anolis limifrons*. *Copeia* 1983: 429-434.
- ANTUNEZ, A. (1983). Contribución al conocimiento faunístico y zoogeográfico de las Cordilleras Béticas. Los vertebrados de Sierra Tejeda. Tesis Doctoral, Univ. de Málaga.
- ARNOLD, E.N. (1973). Relationships of the Palearctic lizards assigned to the genera *Lacerta*, *Algyroides* and *Psammodromus* (Reptilia: Lacertidae). *Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Zool.)*. 25:289-366.
- ARNOLD, E.N. (1987). Resource partition among lacertid lizards in southern Europe. *J. Zool. Lond.* 1: 739-782.
- AUTH, D.L. (1975). Behavioral ecology of basking in the yellow-bellied turtle, *Chrysemis scripta scripta* (Schoepff). *Bulletin of the Florida State Museum of Biological Sciences* 20:1-45.
- AVERY, R.A. (1976). Thermoregulation, metabolism and social behaviour in Lacertidae. P. 245-259 en A. d'A. Bellairs y C.B. Cox (eds.). *Morphology and Biology of Reptiles*. Linnean Society Symposium Series, No. 3. Academic Press, London.
- AVERY, R.A. (1978). Activity patterns, thermoregulation and food consumption in two sympatric lizard species (*Podarcis muralis* and *P. sicula*). *J. Anim. Ecol.* 47: 143-158.

- AVERY, R.A. (1979). *Lizards - A Study on Thermoregulation*. University Park Press, Baltimore.
- AVERY, R.A. (1984). Physiological aspects of lizard growth: the role of thermoregulation. *Symp. zool. Soc. Lond.* 52:407-424.
- AVERY, R.A. , BEDFORD, J.D., y NEWCOMBE, C.P. (1982). The role of thermoregulation in lizard biology: predatory efficiency in a temperate diurnal basker. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 11:261-267.
- BARBADILLO, L.J. (1987). *La Guía de Incafo de los anfibios y reptiles de la Península Ibérica, Islas Baleares y Canarias*. Incafo, Madrid.
- BARBAULT, R. (1974). Structure et dynamique d'un peuplement de lézards: les scincidés de la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire). *Terre et Vie* 28: 352-428.
- BARTHOLOMEW, G.A. (1982). Physiological control of body temperature. P. 167-211 en C. Gans y F.H. Pough (eds.). *Biology of the Reptilia*, vol. 12. Academic Press, New York.
- BAS, S. (1984). Biogeografía de los anfibios y reptiles de Galicia, un ensayo de síntesis. *Amphibia-Reptilia* 5: 289-310.
- BAS, S., GUITIAN, J., SANCHEZ, J.L., y DE CASTRO, A. (1979). Datos para la distribución en Galicia de algunos anfibios y reptiles mediterráneos. *Trabajos Compostelanos Biol.* 8: 105-122.
- BAUWENS, D. y THOEN, C. (1981a). An enclosure design allowing quantification of dispersal in lizard population studies. *Brit. J. Herpetol.* 6: 165-168.
- BAUWENS, D. y THOEN, C. (1981b). Escape tactics and vulnerability to predation associated with reproduction in the lizard *Lacerta vivipara*. *J. Anim. Ecol.* 50: 733-743.

- BAUWENS, D., HORDIES, F., VAN DAMME, R., y VAN HECKE, A. (1986). Notes on distribution and expansion of the range of the lizard *Psammodromus algirus* in Northern Spain. *Amphibia-Reptilia* 7: 389-392.
- BENNETT, A.F. (1980). The thermal dependence of lizard behaviour. *Anim. Behav.* 28: 752-762.
- BENNETT, A.F., y NAGY, K.A. (1977). Energy expenditure in free-ranging lizards. *Ecology* 58: 697-700.
- BEUCHAT, C.A. (1989). Patterns and frequency of activity in a high altitude population of the iguanid lizard, *Sceloporus jarrovi*. *J. Herpetol.* 23: 152-158.
- BOAG, D.A. (1973). Spatial relationships among members of a population of wall lizards. *Oecologia (Berl.)*. 12: 1-13.
- BOAG, P.T., y GRANT, P.R. (1978). Heritability of external morphology in Darwin's finches. *Nature* 274: 793-794.
- BOAG, P.T., y GRANT, P.R. (1981). Intense natural selection in a population of Darwin's finches (Geospizinae) in the Galápagos. *Science (Wash., D.C.)* 214: 82-85.
- BOCK, J.H., BOCK, C.E., y FRITZ, R.J. (1981). Biogeography of Illinois reptiles and amphibians: a numerical analysis. *Am. Midl. Nat.* 106, 258-270.
- BÖHME, W. 1981. *Psammodromus algirus* (Linnaeus 1766) - Algerischer Sandläufer. P. 479-491 en W. Böhme (ed.). *Handbuch der Reptilien und Amphibien Europas*. Band 1. Akademische Verlagsgesellschaft. Wiesbaden.

- BRUSH, T., y STILES, E.W. (1986). Using food abundance to predict habitat use by birds. P. 57-63 en J. Verner, M.L. Morrison y C.J. Ralph (eds.). *Wildlife 2000*. Univ. of Wisconsin Press, Madison. =
- BUSACK, S.D. (1978). Body temperatures and live weights of five Spanish amphibians and reptiles. *J. Herpetol.* 12: 256-258.
- BUSACK, S.D. 1986. Biogeographic analysis of the herpetofauna separated by the formation of the Strait of Gibraltar. *National Geographic Research* 2(1).
- BUSACK, S.D., y JAKSIC, F.M. (1982). Autoecological observations of *Acanthodactylus erythrurus* (Sauria: Lacertidae) in Southern Spain. *Amphibia-Reptilia* 3: 237-255.
- BUSACK, S.D., y MAXON, L.R. (1987). Molecular relationships among Iberian, Moroccan and South african lacertid lizards. *Amphibia-Reptilia* 8: 383-392.
- CARPENTER, C.C. (1977). Variation and evolution of stereotyped behavior in reptiles. Part I. A survey of stereotyped reptilian behavioral patterns. P. 335-403 en C. Gans y D.W. Tinkle (eds.). *Biology of the Reptilia*, vol. 7. Academic Press, New York.
- CARRASCAL, L.M., DIAZ, J.A., y CANO, C. (1989). Habitat selection of Iberian *Psammodromus* species along a Mediterranean successional gradient. *Amphibia-Reptilia* 10: 231-242.
- CARRASCAL, L.M., DIAZ, J.A., y CANO, C. (1990). Habitat selection in *Psammodromus algirus* (Linnaeus, 1758) (Sauria: Lacertidae): age related differences. *Acta Zool. Cracov.* 33: 3-10.
- CARRASCAL, L.M., y DIAZ, J.A. (1989). Thermal ecology and spatio-temporal distribution of the Mediterranean lizard *Psammodromus algirus*. *Holarct. Ecol.* 12: 137-143.

Referencias bibliográficas

- CASTROVIEJO, J., y SALVADOR, A. (1970). Nota sobre la herpetología del NO de España. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Biol)*. 68: 119-122.
- CAUGHLEY, G. (1977). *Analysis of Vertebrate Populations*. Wiley & Sons, London.
- CHARNOV, E.L. (1976). Optimal foraging: attack strategy of a mantid. *Amer. Natur.* 110: 141-151.
- CHASE, J.D., DIXON, K.R., GATES, J.E., JACOBS, D., y TAYLOR, G.J. (1989). Habitat characteristics, population size, and home range of the Bog turtle, *Clemmys muhlenbergi*, in Maryland. *J. Herpetol.* 23: 356-362.
- CHRISTIAN, K.A., TRACY, C.R., y PORTER, W.P. (1983). Seasonal shifts in body temperature and use of microhabitats by Galapagos land iguanas (*Conolophus pallidus*). *Ecology* 64: 463-468.
- CHRISTIAN, K.A., y TRACY, C.R. (1981). The effect of the thermal environment on the ability of Galapagos land iguanas to avoid predation during dispersal. *Oecologia (Berl.)*. 49: 218-223.
- CLAUSSEN, D.L., y ART, G.R. (1981). Heating and cooling rates in *Anolis carolinensis* and comparisons with other lizards. *Comp. Biochem. Physiol.* 69 A: 23-30.
- CONNELL, J.H. (1983). On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *Amer. Natur.* 122:661-696.
- COWLES, R.B., y BOGERT, C.M. (1944). A preliminary study of the thermal requirements of desert lizards. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 83: 265-296.
- CRAWFORD, K.M., SPOTILA, J.R. y STANDORA, E.A. (1983). Operative environmental temperatures and basking behavior of the turtle *Pseudemys scripta*. *Ecology* 64:989-999.

- CRISP, M., COOK, L.M., y HERWARD, F.V. (1979). Colour and heat balance in the lizard *Lacerta dugesii*. *Copeia* 1979: 250-258.
- CUMMINS, K.W., y WUYCHECK, J.C. (1971). Caloric equivalents for investigations in ecological energetics. *Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie; Mitteilungen* 18: 1-158.
- DAWSON, W.R. (1975). On the physiological significance of the preferred body temperatures of reptiles. P. 443-473 en D. Gates (ed.). *Biophysical Ecology*. Springer-Verlag, New York.
- DIAZ, J.A. (1988). Ecología estival de *Psammodromus algirus* en un encinar del centro de España. Tesis de Licenciatura, Univ. Complutense, Madrid.
- DIAZ, J.A., y DIAZ, M. (1990). Estimaciones de tamaños y biomásas de artrópodos aplicables al estudio de la alimentación de vertebrados insectívoros. Doñana, *Acta Vertebrata* 17:67-74.
- DIAZ, J.A., y CARRASCAL, L.M. (1990a). Regional distribution of a Mediterranean lizard: Influence of habitat cues and prey abundance. *J. Biogeography* 18, in press.
- DIAZ, J.A., y CARRASCAL, L.M. (1990b). Prey size and prey selection of *Psammodromus algirus* (Lacertidae) in central Spain. *J. Herpetol.* 24: 342-347.
- DUNHAM, A.E. (1978). Food availability as a proximate factor influencing individual growth rates in the Iguanid lizard *Sceloporus merriami*. *Ecology* 59:770-778.
- EASON, P.K. (1990). The effect of recent diet on prey choice in Senegalese chameleons (*Chamaeleo senegalensis*). *J. Herpetol.* 24: 383-387.
- ELIAS, F. y RUIZ, L. (1977). *Agroclimatología de España*. I.N.I.A., Madrid.

- EMLEN, S.T., y ORING, L.W. (1977). Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems. *Science* 197: 215-223.
- ENDLER, J.E. (1986). *Natural selection in the wild*. Princeton Univ. Press, Princeton.
- ESCARRE, A., y VERICAD, J.R. (1983). *Fauna alicantina (I): Saurios y Ofidios*. Instituto de Estudios Alicantinos, Alicante.
- FALCON MARTIN, J.M. (1982). *Los anfibios y reptiles de Aragón*. Librería General, Zaragoza.
- FERGUSON, G.W., y FOX, S.F. (1984). Annual variation of survival advantage of large juvenile side-blotched lizards: its causes and evolutionary significance. *Evolution* 38: 342-349.
- FERGUSON, G.W., HUGHES, J.L., y BROWN, K.L. (1983). Food availability and territorial establishment of juvenile *Sceloporus undulatus*. P. 134-145 en R.B. Huey, E.R. Pianka y T.W. Schoener (eds.). *Lizard ecology. Studies of a model organism*. Harvard Univ. Press, Cambridge.
- FITCH, H.S. y VON ACHEN, P.L. (1977). Spatial relationships and seasonality in the skinks *Eumeces fasciatus* and *Scincella laterale* in northeastern Kansas. *Herpetologica* 33: 303-313.
- FOX, S.F. (1978). Natural selection on behavioral phenotypes of the lizard *Uta stansburiana*. *Ecology* 56: 834-847.
- FOX, S.F. (1983). Fitness, home-range, and aggression in *Uta stansburiana*. P. 149-168 en R.B. Huey, E.R. Pianka y T.W. Schoener (eds.). *Lizard ecology. Studies of a model organism*. Harvard Univ. Press, Cambridge.
- FRASER, S.P. (1985). Variability of heating and cooling rates during radiant heating in a scincid lizard, *Egernia cunninghami*. *Comp. Biochem. Physiol.* 80 A: 281-286.

Referencias bibliográficas

- FREED, A.N. (1980). Prey selection and foraging behavior of the green treefrog (*Hyla cinerea*). *Ecology* 61: 461-465.
- FREED, A.N. (1982). A treefrog's menu: selection for an evening's meal. *Oecologia (Berl.)* 53: 20-26.
- FREED, A.N. (1988). The use of visual cues for prey selection by foraging treefrogs (*Hyla cinerea*). *Herpetologica* 44: 18-24.
- GANS, C., y POUGH, F.H. (eds.). (1982). *Biology of the Reptilia vol. 12: Physiology*. Academic Press, New York.
- GANS, C., y TINKLE, D.W. (eds.). (1977). *Biology of the Reptilia vol. 12: Ecology and Behaviour*. Academic Press, New York.
- GARCIA-PARIS, M., y MARTIN-ALBADALEJO, C. (1987). Herpetofauna del área urbana de Madrid. *Rev. Esp. Herpetología* 2: 131-144.
- GRANT, P.R. (1983). Conclusion: lizard ecology, viewed at a short distance. P. 411-417 en R.B. Huey, E.R. Pianka y T.W. Schoener (eds.). *Lizard ecology. Studies of a model organism*. Harvard Univ. Press, Cambridge.
- GRANT, B.W., y DUNHAM, A.E. (1988). Thermally imposed time constraints on the activity of the desert lizard *Sceloporus merriami*. *Ecology* 69: 167-176.
- GREENSTONE, M.H. (1979). Spider foraging behavior optimises dietary essential amino acid composition. *Nature* 282: 501-503.
- GRENOT, C. (1967). Observations physio-écologiques sur la régulation thermique chez le lézard agamide *Uromastix acanthinurus* Bell. *Bull. Soc. Zool. France* 92: 51-66.
- GRIGG, G.C., DRANE, C.R., y COURTICE, G.P. (1979). Time constants of heating and cooling in the eastern water dragon, *Physignathus*

- lesueurii*, and some generalizations about heating and cooling in reptiles. J. Thermal Biol. 4: 95-103.
- GUYER, C. (1988). Food supplementation in a tropical mainland anole, *Norops humilis*: effects on individuals. Ecology 69: 362-369.
- HARMAN, H.H. (1967). Modern Factor Analysis. The University of Chicago Press, Chicago.
- HEATH, J.E. (1964). Reptilian thermoregulation: evaluation of field studies. Science, N.Y. 145: 784-785.
- HEATH, J.E. (1965). Temperature regulation and diurnal activity in horned lizards. Univ. Calif. (Berkeley) Publ. Zool. 64: 97-136.
- HEATWOLE, H. (1977). Habitat selection in reptiles. P. 137-155 en C. Gans y D.W. Tinkle (eds.). Biology of the Reptilia, vol. 7. Academic Press, New York.
- HERRERA, C.M. (1980). Composición y estructura de dos comunidades mediterráneas de passeriformes. Doñana, Acta Vertebrata 7:1-340.
- HEULIN, B. (1985). Densité et organisation spatiale des populations du lézard vivipare *Lacerta vivipara* (Jacquin, 1987) dans les landes de la région de Paimpont. Bull. Ecol. 16:177-186.
- HILLMAN, P.E. (1969). Habitat specificity in three sympatric species of *Ameiva* (Reptilia: Teiidae). Ecology 50: 476-481.
- HOUSE, S.M., TAYLOR, P.J., ESPELLERBERG, I.F. (1980). Patterns of daily behaviour in two lizard species *Lacerta agilis* L. and *Lacerta vivipara* Jaquin. Oecologia 44:396-402.
- HUEY, R.B. (1982). Temperature, physiology and the ecology of reptiles. P. 25-91 en C. Gans y F.H. Pough (eds.). Biology of the Reptilia, vol. 12. Academic Press, New York.

Referencias bibliográficas

- HUEY, R.B., PETERSON, C.R., ARNOLD, S.J., y PORTER, W.P. (1989). Hot rocks and not-so-hot rocks: retreat-site selection by garter snakes and its thermal consequences. *Ecology* 70:931-944.
- HUEY, R.B., PIANKA, E.R., y HOFFMAN, J.A. (1977). Seasonal patterns of thermoregulatory behavior and body temperature of diurnal Kalahari lizards. *Ecology* 57: 985-994.
- HUEY, R.B., PIANKA, E.R., y SCHOENER, T.W. (eds.). (1983). *Lizard ecology. Studies of a model organism.* Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts.
- HUEY, R.B., y BENNETT, A.F. (1987). Phylogenetic studies of coadaptation: preferred temperatures versus optimal performance temperatures of lizards. *Evolution* 41: 1098-115.
- HUEY, R.B., y PIANKA, E.R. (1981). Ecological consequences of foraging mode. *Ecology* 62: 991-999.
- HUEY, R.B., y SLATKIN, M. (1976). Costs and benefits of lizard thermoregulation. *Quart. Rev. Biol.* 51: 363-384.
- HUEY, R.B., y STEVENSON, R.D. (1979). Integrating thermal physiology and the ecology of ectotherms: a discussion of approaches. *Am. Zool.* 19: 357-366.
- HURLBERT, S.H. (1984). Pseudoreplication and the design of ecological experiments. *Ecological Monographs* 54: 187-211.
- JAEGER, R.G., y BARNARD, D.E. (1981). Foraging tactics of a terrestrial salamander: choice of diet in structurally simple environments. *Amer. Natur.* 117: 639-664.
- JENNRICH, R.I., y TURNER, F.B. (1969). Measurement of non-circular home range. *Journal of Theoretical Biology* 22: 227-237.

- JOHN ANDERSON, D. (1982). The home range: a new nonparametric estimation technique. *Ecology* 63: 103-112.
- JONES, S.M., y FERGUSON, G.W. (1980). The effect of paint marking on mortality in a Texas population of *Sceloporus undulatus*. *Copeia* 1980: 850-854.
- KARASOV, W.H., y ANDERSON, R.A. (1984). Interhabitat differences in energy acquisition and expenditure in a lizard. *Ecology* 65:235-247.
- KREBS, J.R. (1978). Optimal foraging: decision rules for predators. P. 23-63 en J.R. Krebs y N.B. Davies (eds.). *Behavioural ecology. An evolutionary approach*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- KREBS, J.R., y DAVIES, N.B. (1978). *Behavioural ecology. An evolutionary approach*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- KREBS, J.R., ERICHSEN, J.T., WEBBER, M.I., y CHARNOV, E.L. (1977). Optimal prey selection in the Great Tit (*Parus major*). *Anim. Behav.* 25: 30-38.
- LEWIS, A.R. (1989). Diet selection and depression of prey abundance by an intensively foraging lizard. *J. Herpetol.* 23: 164-170.
- LEWONTIN, R.C. (1979). La adaptación. P. 138-151 en *Evolución*. Libros de Investigación y Ciencia, nº 2. Ed. Labor, Barcelona.
- LOOP, M.S. (1974). The effect of relative prey size on the ingestion behavior of the Bengal monitor, *Varanus bengalensis* (Sauria: Varanidae). *Herpetologica* 30: 123-127.
- MADSEN, T., y LOMAN, J. (1987). On the role of colour display in the social and spatial organization of male rainbow lizards (*Agama agama*). *Amphibia-Reptilia* 8: 365-372.
- MAGNUSON, J.J., L.B. CROWDER, y P.A. MEDWICK. (1979). Temperature as an ecological resource. *Amer. Zool.* 19: 331-343.

- MALUQUER, S. (1956). Anfibios y reptiles de la Poble de Segur. *Pirineos* 12: 45-53.
- MARLER, C.A., y MOORE, M.C. (1988). Evolutionary costs of aggression revealed by testosterone manipulations in free-living lizards. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 23: 21-26.
- MARTIN, J., y LOPEZ, P. (1990). Amphibians and reptiles as prey of birds in Southwestern Europe. *Smithsonian Herpetological Information Service*, 82.
- MARTINEZ-RICA, J.P. (1979). Los reptiles del Alto Aragón. *P. Cent. Pir. Biol. exp.* 10: 49-102.
- McFARLAND, D.J. (1976). Form and function in the temporal organization of behaviour. P. 55-94 in P.P.G. Bateson and R.A. Hinde (eds.). *Growing Points in Ethology*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- McINTOSH, R.P. (1987). Pluralism in ecology. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 18: 321-341.
- M'CLOSKEY, R.T., BAIA, K.A., y RUSSELL, R.W. (1987a). Tree lizard (*Urosaurus ornatus*) territories: an experimental perturbation of the sex ratios. *Ecology* 68: 2059-2062.
- M'CLOSKEY, R.T., BAIA, K.A., y RUSSELL, R.W. (1987b). Defense of mates: a territory departure rule for male tree lizards following sex-ratio manipulation. *Oecologia (Berl.)*. 73: 28-31.
- M'CLOSKEY, R.T., DESLIPPE, R.J., SZPAK, C.P., y BAIA, K.A. (1990a). Ecological correlates of the variable mating system of an iguanid lizard. *Oikos* 59: 63-69.
- M'CLOSKEY, R.T., SZPAK, C.P., y DESLIPPE, R.J. (1990b). Experimental assessment of factors affecting the distribution of female tree lizards. *Oikos* 59: 183-188.

- McNAMARA, S.M. y HOUSTON, A.I. (1987). Starvation and predation as factors limiting population size. *Ecology* 68: 1515-1519.
- MELLADO, J. (1980). Utilización del espacio en una comunidad de lacértidos del matorral mediterráneo en la Reserva Biológica de Doñana. Doñana, *Acta Vertebrata* 7:41-59.
- MELLADO, J., AMORES, F., PARREÑO, F., e HIRALDO, F. (1975). The structure of a Mediterranean lizard community. Doñana, *Acta Vertebrata* 2:145-160.
- MELLADO, J., y MARTINEZ, F. (1974). Dimorfismo sexual en *Psammodromus algirus* (Reptilia, Lacertidae). Doñana, *Acta Vertebrata* 1: 33-41.
- MIYASHITA, K. (1968). Growth and development of *Lycosa T-insignita* Boes. et Str. (Araneae: Lycosidae) under different feeding conditions. *Applied Entomology and Zoology* 3: 81-88.
- MOORE, M.C., y MARLER, C.A. (1987). Effects of testosterone manipulation on non-breeding season territorial aggression in free-living male lizards, *Sceloporus jarrovi*. *Gen. Comp. Endocrinol.* 65: 225-232.
- MYERS, A.A., y GILLER, P.S. (1988). *Analytical Biogeography*. Chapman and Hall, London.
- NIE, N.H., HULL, C.H., JENKINS, J.G., STEINMERGER, K., y BENT, D.H. (1975). *Statistical Package for the Social Sciences (SPSS)*. McGraw-Hill, New York.
- ODIERNA, G., OLMO, E., y COBROR, O. (1987). Taxonomic implications of NOR-localization in Lacertid lizards. *Amphibia-Reptilia* 8: 373-382.
- PARKER, W.S., y PIANKA, E.R. (1975). Comparative ecology of populations of the lizard *Uta stansburiana*. *Copeia* 1975: 615-632.

- PAULISSEN, M.A. (1987). Optimal foraging and Intraspecific diet differences in the lizard *Cnemidophorus sexlineatus*. *Oecologia (Berl.)* 71: 439-446.
- PEREZ-MELLADO, V. (1982). Estructura de una taxocenosis de Lacertidae (Sauria, Reptilia) del Sistema Central. *Mediterranea* 6: 39-64.
- PEREZ-MELLADO, V. (1983). La herpetofauna de Salamanca: un análisis biogeográfico y ecológico. *Salamanca, Rev. Prov. Est.* 9-10: 9-78.
- PEREZ-MELLADO, V., GIL, M.J., GUERRERO, F., POLLO, C., RODRIGUEZ-MERINO, E., MARCO, A., y LIZANA, M. (1988). Uso del espacio y del tiempo en *Lacerta monticola* de la Sierra de Gredos. *Graellsia* 44: 65-80.
- PIANKA, E.R. (1967). On lizard species diversity: North American flatland deserts. *Ecology* 48: 333-351.
- PIANKA, E.R. (1969). Sympatry of desert lizards (*Ctenotus*) in Western Australia. *Ecology* 50: 1012-1030.
- PIANKA, E.R. (1970). Comparative autoecology of the lizard *Cnemidophorus tigris* in different parts of its geographic range. *Ecology* 51: 703-720.
- PIANKA, E.R. (1982). *Ecología evolutiva*. Omega, Barcelona.
- PIANKA, E.R. (1986). *Ecology and natural history of desert lizards*. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.
- PLEGUEZUELOS, J.M. (1986). Distribución altitudinal de los reptiles en las Sierras Béticas orientales. *Rev. Esp. Herpetología* 1: 63-84.
- POLLO-MATEOS, C., y PEREZ-MELLADO, V. (1988). Ecología trófica de una taxocenosis de Lacertidae mediterráneos. Libro de resúmenes del III Congreso Nacional de Herpetología, Caldas de Reis, p. 35.

- POLLO-MATEOS, C., y PEREZ-MELLADO, V. (1989). Activity and thermoregulation in three Mediterranean species of Lacertidae. *Herpetol. J.* 1: 343-350.
- PORTER, W.P., y TRACY, C.R. (1983). Biophysical analyses of energetics, time-space utilization, and distributional limits. P. 55-83 in R.B. Huey, E.R. Planka and T.W. Schoener (eds.). *Lizard ecology. Studies of a model organism.* Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts.
- POUGH, F.H. (1980). The advantages of ectothermy for tetrapodes. *Amer. Natur.* 115: 92-112.
- POUGH, F.H., y ANDREWS, R.M. (1985). Energy costs of subduing and swallowing prey for a lizard. *Ecology* 66: 1525-1533.
- PYKE, G.H. (1984). Optimal foraging theory: a critical review. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 15: 523-575.
- PYKE, G.H., PULLIAM, H.R., y CHARNOV, E.L. (1977). Optimal foraging: a selective review of theory and tests. *Q. Rev. Biol.* 52: 137-154.
- REINERT, H.K. (1984). Habitat variation within sympatric snake populations. *Ecology* 65: 1673-1682.
- RIVAS-MARTINEZ, S. (1975). La vegetación de la clase Quercetea ilicis en España y Portugal. *Anales Inst. Bot. Cavanilles* 31: 205-259.
- RIVAS-MARTINEZ, S. (1981). Les étages bioclimatiques de la végétation de la Péninsule Ibérique. *Anales Jard. Bot. Madrid* 37: 251-268.
- ROOT, T. (1988a). Environmental factors associated with avian distribution boundaries. *J. Biogeogr.* 15: 489-505.
- ROOT, T. (1988b). Energy constraints on avian distributions and abundances. *Ecology* 62: 330-339.

- ROSE, B. (1981). Factors affecting activity in *Sceloporus virgatus*. *Ecology* 62: 706-716.
- ROUGHGARDEN, J. (1972). Evolution of niche width. *Amer. Natur.* 106: 683-718.
- ROUGHGARDEN, J., PORTER, W.P., y HECKEL, D. (1981). Resource partitioning of space and its relationship to body temperature in *Anolis* lizard populations. *Oecologia (Berl.)*. 50: 256-264.
- RUBY, D.E. (1981). Phenotypic correlates of male reproductive success in the lizard, *Sceloporus jarrovi*. P. 96-107 en R.D. Alexander y D.W. Tinkle, (eds.). *Natural selection and social behavior: recent research and new theory*. Chiron Press, New York.
- RUBY, D.E. (1984). Male breeding success and differential access to females in *Anolis carolinensis*. *Hepetologica* 40: 272-280.
- RUIBAL, R. (1983). Overview of Part II (Behavioral Ecology). P. 101-103 en R.B. Huey, E.R. Pianka y T.W. Schoener (eds.). *Lizard ecology. Studies of a model organism*. Harvard Univ. Press, Cambridge.
- RYAN (1985). *The tungara frog*. Chicago Press, Chicago.
- SAINT-GIRONS, H. (1953). Notes d'écologie sur les reptiles du Haut-Atlas. *Bull. Soc. Zool. France* 78: 13-24.
- SCHALL, J.J. y PIANKA, E.R. (1977). Species densities of reptiles and amphibians on the Iberian peninsula. *Doñana, Acta Vertebrata* 4: 27-34
- SCHEIBE, J.S. (1987). Climate, competition and the structure of temperate zone lizard communities. *Ecology* 68: 1424-1436.
- SCHOENER, T.W. (1969). Models of optimal size for solitary predators. *Amer. Natur.* 103: 277-313.

- SCHOENER, T.W. (1971). Theory of foraging strategies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 2: 369-404.
- SCHOENER, T.W. (1977). Competition and the niche. P. 35-136 en C. Gans y D.W. Tinkle (eds.). *Biology of the Reptilia*, vol. 7. Academic Press, New York.
- SCHOENER, T.W. (1983). Field experiments on interspecific competition. *Amer. Natur.* 122: 240-285.
- SCHOENER, T.W. (1985). Are lizard population sizes unusually constant through time?. *Amer. Natur.* 126: 633-641.
- SCHOENER, T.W., y JANZEN, D.H. (1968). Notes on environmental determinants of tropical versus temperate insect size patterns. *Amer. Natur.* 102: 207-224.
- SCHWARZKOPF, L., y BROOKS, R.J. (1985). Application of operative environmental temperatures to the analysis of basking behavior in *Chrysemis picta*. *Herpetologica* 41:206-212.
- SEVA, E. (1982). *Taxocenosis de Lacértidos en un arenal costero alicantino*. Secretariado de Publicaciones, Univ. de Alicante.
- SEVA, E. (1984). Reparto de recursos en dos especies psammófilas de Saurios: *Acanthodactylus erythrurus* y *Psammodromus algirus* en un arenal costero de Alicante. *Mediterranea* 7: 5-25.
- SHERRY, T.W. y McDADE, L.A. (1982). Prey selection and handling in two neotropical hover-gleaning birds. *Ecology* 63: 1016-1028.
- SIH, A. (1980). Optimal behavior: can foragers balance two conflicting demands. *Science* 210: 1041-1043.
- SIMON, C.A., y BISSINGER, B.E. (1983). Paint-marking lizards: Does the color affect survivorship?. *J. Herpetol.* 17: 184-186.

- SKOCZYLAS, R. (1978). Physiology of the digestive tract. P. 589-717 en C. Gans y K.A. Gans (eds.). *Biology of the Reptilia*, vol. 8. Academic Press, New York.
- SPELLERBERG, I.F. (1972). Thermal ecology of allopatric lizards (*Sphenomorphus*) in southeast Australia. III. Behavioural aspects of thermoregulation. *Oecologia (Berl.)*. 11: 1-6.
- SPELLERBERG, I.F. (1982). *Biology of Reptiles*. Blackie & Son Ltd., London.
- STAMPS, J.A. (1977a). Social behavior and spacing patterns in lizards. P. 265-334 en C. Gans y D.W. Tinkle (eds.). *Biology of the Reptilia*, vol. 7. Academic Press, New York.
- STAMPS, J.A. (1977b). The relationship between resource competition, risk and aggression in a tropical territorial lizard. *Ecology* 58: 349-358.
- STAMPS, J.A. (1983a). Territoriality and the defense of predator-refuges in juvenile lizards. *Anim. Behav.* 31: 857-870.
- STAMPS, J.A. (1983b). Sexual selection, sexual dimorphism and territoriality. P. 169-204 en R.B. Huey, E.R. Pianka y T.W. Schoener (eds.). *Lizard ecology. Studies of a model organism*. Harvard Univ. Press, Cambridge.
- STAMPS, J.A. (1987). The effect of familiarity with a neighborhood on territory acquisition. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 21: 273-277.
- STAMPS, J.A. (1988). The effect of body size on habitat and territory choice in juvenile lizards. *Herpetologica* 44: 369-376.
- STAMPS, J., TANAKA, S., y KRISHNAN, V.V. (1981). The relationship between selectivity and food abundance in a juvenile lizard. *Ecology* 62: 1079-1092.
- STEPHENS, D. y KREBS, J.R. (1986). *Foraging theory*. Princeton Univ. Press, Princeton, New Jersey.

- STOCKWELL, S.S. y HUNTER, M.L. (1989). Relative abundance of herpetofauna among eight types of Maine peatland vegetation. *J. Herpetol.* 23: 409-414.
- STRIJBOSCH, H. (1988). Habitat selection of *Lacerta vivipara* in a lowland environment. *Herpetol. J.* 1: 207-210.
- TELLERIA, J.L. (1986). *Manual para el censo de los vertebrados terrestres*. Raices, Madrid.
- TELLERIA, J.L., SANTOS, T., ALVAREZ, G. y SAEZ-ROYUELA, C. (1988). Avifauna de los campos de cereales del interior de España. P. 173-317 en F. Bernis (ed.). *Aves de los medios urbano y agrícola en las mesetas Españolas*. S.E.O., Madrid.
- THORNHILL, R., y ALCOCK, J. (1983). *The evolution of insect mating systems*. Harvard Univ. Press, Cambridge.
- THORPE, R.S., y BROWN, R.P. (1989). Microgeographic variation in the colour pattern of the lizard *Gallotia galloti* within the island of Tenerife: distribution, patterns and hypothesis testing. *Biol. J. Linn. Soc.* 38: 303-322.
- TILMAN, D. (1987). The importance of the mechanisms of interspecific competition. *Amer. Natur.* 129: 769-774.
- TINKLE, D.W. (1967a). The life and demography of the side-blotched lizard, *Uta stansburiana*. *Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich.* 132: 1-182.
- TINKLE, D.W. (1967b). Home range, density, dynamics and structure of a Texas population of the lizard, *Uta stansburiana*. P. 5-29 en W.W. Milstead (ed.). *Lizard Ecology. A Symposium*. Univ. Missouri Press, Columbia.
- TOFT, C.A. (1985). Resource partitioning in amphibians and reptiles. *Copeia* 1985: 1-21.

- TRACY, C.R. (1982). Biophysical modelling in reptilian physiology and ecology. P. 275-321 en C. Gans and F.H. Pough (eds.). *Biology of the Reptilia*, vol. 12. Academic Press, New York.
- TRACY, C.R., y CHRISTIAN, K.A. (1986). Ecological relations among space, time and thermal niche axes. *Ecology* 67:609-615.
- TURNER, F.B., HODDENBACH, G.A., MEDICA, P.A., y LANNOM, J.R. (1970). The demography of the lizard, *Uta stansburiana* Balrd and Girard in southern Nevada. *J. Anim. Ecol.* 39: 505-519.
- TURNER, F.B. (1977). The dynamics of populations of Squamates, Crocodilians and Rhynchocephalians. P. 157-264 en C. Gans y D.W. Tinkle (eds.). *Biology of the Reptilia*, vol. 7. Academic Press, New York.
- VALVERDE, J.A. (1967). Estructura de una comunidad de vertebrados terrestres. Estación Biológica de Doñana, Monografías, 1. CSIC, Madrid.
- VALVERDE, J.A. 1967. Estructura de una comunidad de vertebrados terrestres. Monografías de la Estación Biológica de Doñana 1 (Spain), CSIC, Madrid.
- VAN DAMME, R., BAUWENS, D., CASTILLA, A.M., y VERHEYEN, R.F. (1989). Altitudinal variation of the thermal biology and running performance in the lizard *Podarcis tiliguerta*. *Oecologia (Berl.)* 80:516-524.
- VAN DAMME, R., BAUWENS, D., VANDERSTIGHELEN, D., VERHEYEN, R.F. (1990). Responses of the lizard *Lacerta vivipara* to predatos chemical cues: the effects of temperature. *Animal Behav.* 40:298-305.
- VAN DEVENDER, T.R. (1977). Observations on the Argentine Iguanid lizard *Leiosaurus bellii* Dumeril and Bribon (Reptilia, Lacertilia, Iguanidae). *J. Herpetol.* 11: 238-241.

- VAN HORNE, B. (1983). Density as a misleading indicator of habitat quality. *J. Wildl. Manage.* 47: 893-901.
- VIVES-BALMAÑA, M.V. (1982). Contribución al conocimiento de la fauna herpetológica del NE de la Península Ibérica. Centro Publ. Univ. Barcelona.
- VIVES-BALMAÑA, M.V. (1984). Els amfibis y els rèptils de Catalunya. Ketres editora, Barcelona.
- WALDSCHMIDT, S., y TRACY, C.R. (1983). Interactions between a lizard and its thermal environment: Implications for sprint performance and space utilization in the lizard *Uta stansburiana*. *Ecology* 64:476-484.
- WATSON, G.F. y LITTLEJOHN, M.J. (1985). Patterns of distribution, speciation and vicariance biogeography of southeastern Australian amphibians. P. 91-97 en G. Grigg, R. Shine y H. Hermann (eds.). *Biology of Australasian Frogs and Reptiles*. Surrey Beatty, Chipping Norton.
- WERNER, Y.L. (1972). Optimal temperatures for hearing in six species of Iguanid lizards. *J. Herpetol.* 6:147-177.
- WERNER, E.E. (1974). The fish size, prey size, handling time relation in several sunfish and some implications. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 31: 153-156.
- WERNER, E.E., GILLIAM, J.F., HALL, D.J., y MITTELBACH, G.G. (1983). An experimental test of the effects of predation risk on habitat use in fish. *Ecology* 64: 1540-1548.
- WESTOBY, M. (1974). An analysis of diet selection by large generalist herbivores. *Amer. Natur.* 108: 290-304.
- WESTOBY, M. (1978). What are the biologic bases of varied diets?. *Amer. Natur.* 112: 627-631.

Referencias bibliográficas

- WIENS, J.A. (1984). Resource systems, populations, and communities. P. 397-436 en P.W. Price, C.N. Slobodchikoff y W.S. Gaud (eds.). *A new ecology*. John Wiley & Sons, New York.
- WIENS, J.A. (1989a). *The Ecology of Bird Communities. Foundations and Patterns*, vol. 1: p. 539. Cambridge Univ. Press, New York.
- WIENS, J.A. (1989b). Spatial scaling in ecology. *Functional Ecol.* 3: 385-397.
- ZUCKER, N. (1989). Dorsal darkening and territoriality in a wild population of the tree lizard, *Urosaurus ornatus*. *J. Herpetol.* 23: 389-398.